Der Einfluß peripherer Sinnesorgane und des Zentralnervensystems auf die Antwortbereitschaft bei der Richtbewegung der Erdkröte (*Bufo bufo* L.)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt
von

Jörg-Peter Ewert
aus Danzig

Göttingen 1965

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544314_0017

Der Einfluß peripherer Sinnesorgane und des Zentralnervensystems auf die Antwortbereitschaft bei der Richtbewegung der Erdkröte (*Bufo bufo* L.)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt
von

Jörg-Peter Ewert
aus Danzig

Göttingen 1965

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

D 7

Referent : Prof. Dr. G. BIRUKOW
Korreferent: Prof. Dr. P. AX

Tag der mündlichen Prüfung: 14. 5. 1965

INHALTSVERZEICHNIS

		Seite
	A. EINLEITUNG	3
	B. MATERIAL UND METHODE	5
	C. BEFUNDE	7
1	Versuche mit Normaltieren	8
1.1	Die Normalreaktionen	8
	1.11 Der Ermüdungsverlauf innerhalb einer Reizserie	9
	1.12 Der Ermüdungsverlauf innerhalb einer Reizserienfolge	10
1.2	Die triebbestimmenden Faktoren	11
	1.21 Tageszeitliche und jahreszeitliche Einflüsse	12
	1.22 Einfluß des Hungerzustandes	13
	1.23 Einflüsse von Temperatur und Feuchtigkeit	13
	1.24 Olfaktorische Einflüsse	13
1.3	Inter- und intraokulare Beziehungen	16
	1.31 Beziehungen zwischen beiden Augen	16
	1.32 Beziehungen innerhalb der Retina eines Auges	18
	1.321 Successive Reizserienfolgen auf verschiedenen Retinapartien	19
	1.322 Kurzfristige Änderung des Darbietungswinkels	20
1.4	Der Einfluß von Begleitreizen	21
	1.41 Akustische Reize	21
	1.42 Taktile Reize	22
	1.421 Punktförmige Reize	22
	1.422 Flächenreize	24
2	Versuche mit operierten Tieren	25
2.1	Der Einfluß peripherer Sinnesorgane	25
	2.11 Einseitige Durchtrennung des Sehnervs	25
	2.111 Successive Reizserien auf dem gesunden Auge in Tagesabständen	26
	2.112 Successive Reizserien auf dem gesunden Auge in 5-Minuten-Abständen	26

Seite

2.12 Partielle Desensibilisierung 27
2.121 Successive Reizserien auf einem Auge in Tagesabständen 28
2.122 Successive Reizserien auf einem Auge in 10-Minuten-Abständen 29

2.2 Der Einfluß des Zentralnervensystems 29
2.21 Exstirpationen im Bereich des Vorderhirns 31
2.211 Ein vorläufiges Funktionsschema 32
2.212 Exstirpation-(E_1) beider Hemisphären vor den Basalganglien 34
2.213 Exstirpation-(E_2) beider Hemisphären in der Region der Basalganglien 34
2.214 Exstirpation-(E_3) einer Hemisphäre 35

2.22 Defekte im Stammhirn 35
2.221 Das Verhalten stammhirndefekter Erdkröten 36
2.222 Der Ermüdungsverlauf stammhirndefekter Erdkröten 38

2.23 Vergleich mit Rana temporaria (L.) und Rana esculenta (L.) 39

2.24 Auswertung der Versuchsergebnisse 40
2.241 Histologische Untersuchung der Hirndefekte 40
2.242 Mathematische Auswertung der Befunde 44

3 Erörterung der Befunde 48

4 Zusammenfassung 58

5 Literaturverzeichnis 60

A. EINLEITUNG

J.v.UEXKÜLL (1909) hatte als erster das Verhalten des Tieres in seiner natürlichen Umwelt als einen Kreisprozeß gedeutet. Auf dem von ihm vorbereiteten Boden wuchs die klassische Ethologie sowie die auf biologische Systeme angewandte Informations- und Regeltheorie (v.HOLST u. MITTELSTAEDT 1950, MITTELSTAEDT 1951, FRANKE 1960, HASSENSTEIN 1961, HASSENSTEIN 1964, HASSENSTEIN 1965 u.a.).

Kreisprozesse sind oft so beschaffen, daß der Informationsgehalt I_0 eines Objektes von Reaktion zu Reaktion verändert wird, bis ein gewisser Endwert I_E erreicht ist. Diese Änderung kann a d d i t i v e r Art sein; dann nimmt der Informationsgehalt des Objektes laufend zu (z.B. beim Nestbau der Graugans):

$$I_0+I_1+I_2+I_3+ \ldots\ldots +I_j+ \ldots +I_n = \sum_{j=0}^{n} I_j = I_E > 0 \ .$$

Die Änderung kann aber auch s u b t r a k t i v e r Art sein, wobei der Informationsgehalt des Objektes abnimmt, und zwar entweder s u c c e s s i v (z.B. bei der Freßhandlung des Hundes):

$$I_0-I_1-I_2-I_3- \ldots\ldots -I_j- \ldots -I_n = I_0 - \sum_{j=1}^{n} I_j = I_E = 0$$

oder s i m u l t a n (z.B. beim Schnappen der Erdkröte):

$$I_0 - I = I_E = 0 \qquad (I=I_0) \ .$$

An diese Überlegungen kann man die Frage knüpfen, was geschieht, wenn der R e a k t i o n s e r f o l g des Tieres in einem Experiment v e r h i n d e r t , und damit der Informationsgehalt des Objektes von Anfang an auf den Wert I_0 gehalten wird. Dieses Problem ist bei zahlreichen Tieren auf verschiedenen Stufen ihres Verhaltens untersucht worden (DREES 1952, PRECHT 1952, PRECHTL 1953, M.SCHLEIDT 1954, HINDE 1954, THORPE 1950, EIKMANNS 1955, KUCZKA 1956, MENG 1958, KUENZER 1958).

Nach wiederholter Auslösung einer Instinkthandlung kann die Antwortbereitschaft für den betreffenden Schlüsselreiz a b s i n k e n . Bleibt im Anschluß daran auch ein anderer Reiz unbeantwortet, der zuvor dieselbe Handlung ausgelöst hätte, so spricht man von r e a k t i o n s s p e z i f i s c h e r E r m ü -

d u n g . In der Regel ändert sich die Reaktionsbereitschaft jedoch sehr selektiv für verschiedene Merkmale des Schlüsselreizes (PRECHTL 1953, EIKMANNS 1955, MENG 1958, KUCZKA 1956, KUENZER 1958); dann liegt r e i z s p e z i f i s c h e E r m ü d u n g vor. Der biologische Sinn solcher Anpassungsvorgänge besteht vor allem darin, einem übermäßigen und nutzlosen Verbrauch an "aktionsspezifischer Erregung" (LORENZ 1937) vorzubeugen: In einer neuen Situation ist das Tier wieder reaktionsfähig. Der Effekt selber wird zur Zeit noch uneinheitlich bezeichnet: "Verbrauch aktionsspezifischer Erregung" (LORENZ 1937, PRECHT 1952), "reaktionsspezifische Ermüdung" (BIRUKOW 1952), "reiz- bzw. ortsspezifische Ermüdung" (PRECHTL 1953, EIKMANNS 1955), "afferante Drosselung" (M.SCHLEIDT 1954), "Sich-Abgewöhnen" (THORPE 1950). Das Spektrum von Prozessen, die diesen Begriffen zugeordnet sind, reicht je nach der Integrationsstufe der Handlung von einfachen Reizschwellenänderungen im Sinnesorgan selber über einfache "Zu- und Abflußsysteme aktionsspezifischer Erregung" bis zu echten Lernvorgängen oder deren Vorstufen. Viele davon lassen sich unter dem Allgemeinbegriff "Ermüdung" zusammenfassen.

Ermüdungsversuche sind bislang fast ausschließlich am unversehrten Tier durchgeführt worden. Daher wurden die Wechselbeziehungen zwischen p e r i p h e r e n und z e n t r a l e n Prozessen, die der Ermüdung zugrunde liegen könnten, nur selten berührt (BIRUKOW 1952, KOLB 1955, BUTZ-KUENZER 1957, KUENZER 1958). So ließen sich auch die Beziehungen zu Lernvorgängen nur theoretisch erörtern. Wie ein Vergleich typischer Lern- und Adaptationskurven zeigt, dürften jedoch die neuralen Mechanismen kaum stark voneinander verschieden sein; beiden liegt ein gesetzmäßiges Wechselspiel zwischen Erregungs- und Hemmungsprozessen zugrunde (TRINCKER 1954, EIKMANNS 1955).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird versucht, das Wechselspiel zwischen peripheren S i n n e s o r g a n e n und dem Z e n t r a l n e r v e n s y s t e m bei der " t a x i s s p e z i f i s c h e n " E r m ü d u n g der E r d k r ö t e (Bufo bufo L.) (EIKMANNS 1955) zu analysieren und mögliche Zusammenhänge mit Lernvorgängen aufzudecken (vgl. EWERT u. BIRUKOW 1965 a u. b).

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. G. BIRUKOW danke ich herzlich für Überlassung des Themas und seine stete Förderung; den Herren Dr. J.B. WALTHER (I. Zoologisches Institut, Göttingen), Dr. W. THALENHORST (Nieders.Forstl.Versuchsanstalt, Göttingen) und Dr. med. F. WEISSENFELS (Göttingen) danke ich für Rat in technischen Fragen.

B. MATERIAL UND METHODE

Die Versuchstiere

Etwa 600 Erdkröten (Bufo bufo L., ♂♂ und ♀♀ Individuen) aus der Umgebung Göttingens wurden in vier großen, 250 cm langen und 60 cm breiten, gekammerten Terrarien bei konstanter Temperatur von etwa 23°C das ganze Jahr hindurch gehalten. Die im Frühjahr gefangenen Tiere wurden zunächst einer viertägigen "Wasserkur" unterzogen. Im Anschluß daran lebten sie sich schnell ein und wurden zahm, so daß ein bis zwei Wochen nach dem Fang mit den Versuchen begonnen werden konnte. Ich fütterte die Tiere in einem jeweils vom Versuchsprogramm abhängigen Zyklus mit Mehlwürmern (Mehlkäferlarven), so daß ein gleicher Ernährungszustand gewährleistet war.

Die Versuchsanordnung (Abb. 1)

Die Versuche führte ich in einer 75 cm hohen, zylindrischen Arena von 50 cm Ø durch. Diese war an den Seiten mit schwarzem (V) und oben mit weißem Tuch (T) ausgeschlagen. Für diffuses Licht im Innenraum von etwa 60 Lux sorgte eine 40-Watt-Birne (La), die 30 cm oberhalb der Arena angebracht war. In der Mitte des homogen schwarz gestrichenen Arenabodens befand sich auf einem kleinen Podest eine kreisrunde, 1,5 cm dicke Scheibe (As), an deren Peripherie gleichabständige Löcher (L) von 2,5 cm Ø ausgespart waren ("Attrappenschablone", As). In der Mitte der Attrappenschablone stand auf einem Sockel ein 7 cm hohes, zylindrisches Glasgefäß (Vg) von 10 cm lichter Weite, in welchem sich die Kröte während des Versuches aufhielt. Der Abstand zwischen dem Rand des Glasgefäßes und den Löchern der Attrappenschablone betrug 7 cm. Durch einen kreisförmigen, konzentrischen, 6 mm breiten Schlitz im Arenaboden ragte eine senkrechte Welle (Attrappenwelle), auf der die Attrappe (A) (eine fixierte Mehlkäferlarve) befestigt war. Der konzentrische Schlitz war so abgestimmt, daß die Kröte die Attrappe während des Versuches jeweils durch ein Loch der Attrappenschablone sehen konnte. Die Attrappenwelle stand unterhalb des Arenabodens mit einem kleinen Elektromotor in Verbindung, der mit Schaumstoff (Mv) verkleidet war und daher fast lautlos lief. Die Pertinaxscheibe (Ps), auf welcher der Motor montiert war, ließ sich mit Hilfe einer Kurbel (K) über eine Holzscheibe (Hs) drehen. So konnte ich die vom Motor am Ort bewegte Attrappe um das Versuchsgefäß herumführen. Die Reaktionen des Tieres verfolgte ich durch ein kleines, im Vorhang (V) ausgespartes Fenster. Die Stromzufuhr zum Elektromotor konnte über Schleifkontakte (Sk) von außen reguliert werden.

Diese Apparatur weist gegenüber der früheren (EIKMANNS 1955) folgende Verbesserungen auf: Mit Hilfe des Elektromotors kann man die Attrappe mit k o n s t a n t e r G e s c h w i n d i g k e i t am Ort bewegen oder auf der Drehscheibe (Ps), mit der sie direkt verbunden ist, umlaufen lassen (1); der Ortswechsel kann besonders s c h n e l l geschehen (2). Die Attrappenschablone gestattet, den

Darbietungswinkel konstant zu halten. Da die Attrappe jeweils in einem Loch der Attrappenschablone s p r u n g h a f t erscheint, bemerkt das Tier den Ortswechsel überhaupt nicht. Bei Versuchen ohne Attrappenschablone gehen besonders aktive Tiere mit der vom Ort bewegten Attrappe mit (3).

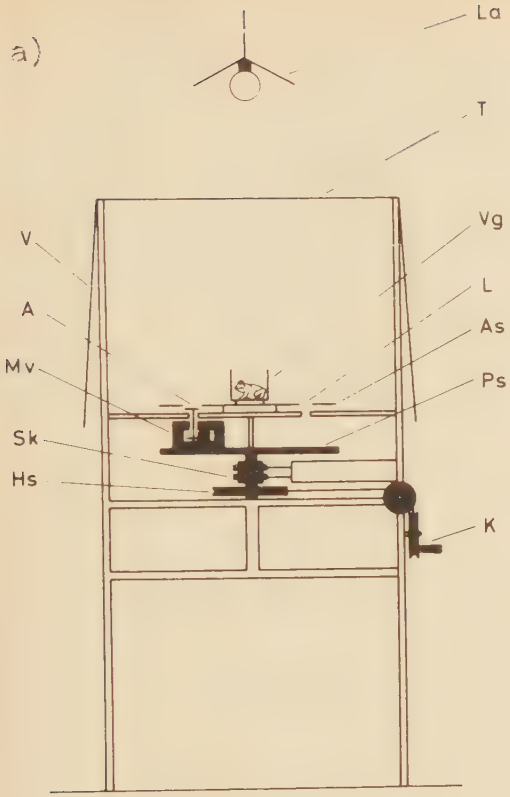
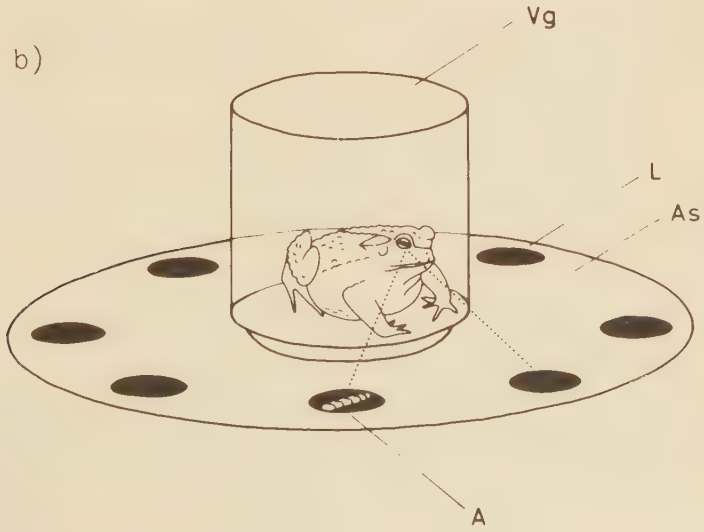


Abb.: 1

Versuchsanordnung (a Gesamtansicht, b Ausschnitt). A = Attrappe, As = Attrappenschablone, Hs = Holzscheibe, K = Kurbel, L = Loch i.d. As, La = Lampe, Mv = Motorverkleidung, Ps= Pertinaxscheibe, Sk=Schleifkontakte, T = weißer Stoff ("Transparentschirm"), V = Vorhang, Vg= Versuchsgefäß mit Erdkröte. Weitere Erklärungen im Text.



C. BEFUNDE

Der Beutefang der Erdkröte gliedert sich normalerweise in vier Teilhandlungen: Erscheint im peripheren Gesichtsfeld ein Beuteobjekt (oder eine Beuteattrappe), so wird zunächst eine R i c h t b e w e g u n g am Ort (Taxis) ausgeführt. Daraufhin n ä h e r t sich das Tier dem vermeintlichen Beuteobjekt (Taxis und Lokomotion). Dort wird das Objekt eine Weile f i x i e r t. In dieser Zeit scheinen sich die vom Beuteobjekt ausgehenden Reize unterschwellig aufzusummieren, bis nach Überschreiten einer bestimmten Schwelle das Z u s c h n a p p e n (Erbkoordination) ausgelöst wird. Damit ist die Instinkthandlung abgeschlossen; sie kann nach einer Zeit erneut ausgelöst werden. Bei hungrigen Tieren folgen diese Teilhandlungen sehr schnell aufeinander; satte Tiere reagieren langsamer oder gar nicht.

Die Schlüsselreize, welche das Tier in den Funktionskreis des Beutefangs "einklinken" lassen, sind durchaus unspezifisch. Der Reiz selber jedoch muß zwei Voraussetzungen erfüllen: 1. Das Beuteobjekt (oder die Beuteattrappe) muß sich bewegen; natürliche aber unbewegte Beuteobjekte werden von der Kröte nicht beachtet. 2. Das Objekt darf eine Mindestgröße weder über- noch unterschreiten (vgl. HINSCHE 1928). Von einer bestimmten Größe an aufwärts geht die Beuteattrappe in eine Feindattrappe über, und das Tier ergreift dann die Flucht. An dieser Stelle scheint der AAM als "selektiv arbeitendes Filter" in volle Aktion zu treten.

> Wie unspezifisch die den Beutefang auslösenden Schlüsselreize sind, zeigen folgende Einzelbeobachtungen: Um die Terrarienerde möglichst feucht zu halten, besprengte ich sie fast täglich mit Wasser. Dabei sah ich, wie ein Tier eine kleine auseinanderlaufende Wasserpfütze anvisierte, zur Wasserfront heranschlich, sie fixierte und dann in das Wasser schnappte. Ein weiteres Beispiel: Zwei Kröten fixierten gemeinsam einen Mehlwurm. In der Regel schnappte dabei diejenige Kröte zunächst zu, die mit dem Fixieren zuerst begonnen hatte. Das andere Tier schaute dann noch eine Zeitlang dort hin, wo der Mehlwurm zuletzt gelegen hatte, bevor ihn der Nachbar verspeiste. Da die Instinkthandlung jedoch einmal "angekurbelt" worden war, mußte sie auch ablaufen: Auf der Suche nach einem neuen Bewegungsreiz bemerkte das Tier das sich bewegende Augenlid seines Nachbarn, fixierte und schnappte mehrere Male zu.

Nach EIKMANNS (1955) kann man die Richtbewegung allein ermüden, wenn der Erdkröte eine Beuteattrappe wiederholt unter konstantem Blickwinkel geboten wird. Um dies zu erreichen, verwendete ich für meine Ermüdungsversuche (sofern nicht anders erwähnt) eine 45°-Attrappenschablone, d.h. der Winkelabstand zwischen zwei benachbarten Löchern betrug 45°. Im Anschluß an jede Richtbewegung ließ ich die bewegte Attrappe (eine fixierte Mehlkäferlarve), die mit 20 Umdrehungen/min am Ort rotierte, jeweils sofort im nächsten Loch der Attrappenschablone erscheinen und so fort, bis die Reaktion

ausblieb. Das Maß für die Reaktionsintensität war die Anzahl vergeblicher Richtbewegungen nach der Attrappe, die beim Versuch des Tieres, sie binokular zu fixieren, stets aus dem Blickfeld verschwand. Eine solche Reizsequenz heißt eine R e i z s e r i e . Ihr Ende wurde stets dadurch angezeigt, daß sich die Kröte von der Attrappe abwandte.

Die Attrappe mußte dann sofort aus dem Blickfeld der Kröte unterhalb der Attrappenschablone verschwinden. Sonst konnte sie die Attrappe unter einem neuen Blickwinkel sehen und wieder zu richten anfangen. Gerade gegen Ende einer Reizserie versuchte die Kröte oft offenbar "absichtlich", das Beuteobjekt unter einem neuen Blickwinkel zu fixieren, für den die Richtbewegung noch nicht ermüdet war (vgl. EIKMANNS 1955). Das wurde besonders deutlich, wenn sich das Tier unter heftigen Abwehrbewegungen von der Attrappe abwandte, dann jedoch kurz danach wieder zu richten begann. Auch dies war eine Fehlerquelle; solche Versuche brach ich ab. Nicht alle Tiere waren für die Versuche geeignet. Ich nahm nur solche, die sich ruhig verhielten und sich ausreichend genau zu den Löchern der Attrappenschablone einstellten. Es wird sich später zeigen (vgl. unten S. 20), wie stark kurzfristige Veränderungen des Reizwinkels den gesamten Ermüdungsverlauf beeinflussen können.

Mehrere Reizserien lassen sich zu einer R e i z s e r i e n f o l g e verknüpfen, indem man zwischen die einzelnen Reizserien konstante Erholungspausen einschiebt.

1 VERSUCHE MIT NORMALTIEREN

In diesem Abschnitt sollte der Ermüdungsverlauf am unversehrten Tier untersucht werden. Dabei kam es im wesentlichen darauf an festzustellen, in welcher Weise bei der taxisspezifischen Ermüdung innere verhaltensbestimmende Faktoren und äußere von Sinnesorganen perzepierte Reize zusammenwirken.

1.1 Die Normalreaktionen

Für eine genaue Analyse des Ermüdungsvorganges ist eine genaue Untersuchung der Normalreaktionen unerläßlich. Hierunter sollen Reaktionen verstanden werden, die, soweit möglich, unabhängig von störenden Außenfaktoren in einer eindeutig vom Bewegungsreiz bestimmten Reizsituation verlaufen. Dieser Reiz durfte wiederum nur auf e i n e Retinapartie e i n e s Auges auftreffen. Die Ver-

suche wurden dementsprechend stets unter konstanten Außenbedingungen durchgeführt, zur gleichen Jahres- (April - September) und Tageszeit (18 - 24 Uhr) bei einer Temperatur von 23°C.

1.11 Der Ermüdungsverlauf innerhalb einer Reizserie

Schon bei einigen orientierenden Vorversuchen konnte ich feststellen, daß die Richtbewegungen innerhalb einer Reizserie in einer sehr typischen zeitlichen Folge auftraten. Um diese Verhältnisse quantitativ zu erfassen, registrierte ich jede Richtbewegung auf einem Kymographen, indem ich eine Morsetaste betätigte und im selben Augenblick die Attrappe weiterrückte. Auf der Kymographentrommel ergab sich ein klares Bild der einzelnen Richtbewegungen in ihrer zeitlichen Folge. Die Kymogramme wertete ich wie folgt aus: Man kann die einzelnen Positionen der Richtbewegungen auf der Zeitachse als ungleichabständige Folge von Ereignissen auffassen. Diese lassen sich graphisch in Form einer Tendenzkurve darstellen, indem man auf der Zeitachse (Abszisse) über dem Ereignis E_i als Ordinatenwert die Zeit $t_{E_i}-t_{E_{i-1}}$ aufträgt, d.h. das Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Ereignissen. Abb. 2 gibt solche Tendenzkurven für zwei verschiedene Tiere (a u. b) wieder. Die Zeiten $t_{E_i}-t_{E_{i-1}}$ habe ich in dieser Darstellung nach unten abgetragen. Dadurch soll veranschaulicht werden, daß bei einem Anstieg der Kurve die Reaktionsbereitschaft zunimmt, im umgekehrten Fall aber abnimmt.

Man kann dreierlei Beziehungen erwarten: Die Richtbewegungen könnten in gleichen Zeitabständen aufeinanderfolgen (1) oder in stetig kürzer werdenden (2) oder schließlich in einem Rhythmus (3). Die ersten beiden Fälle traten niemals auf. Vielmehr folgt nach einer kurzen Anlaufphase (A) ("warming-up"-Effekt nach HINDE 1954), die auch fehlen kann, eine Phase maximaler Reaktionsbereitschaft (M); die Richtbewegungen lassen sich hier in kurzen Zeitabständen auslösen. In dieser treten aber bereits rhythmische Tendenzen auf. Auf die Maximalphase folgt dann eine Ermüdungsphase (E), in der die Richtbewegungen nur noch vereinzelt ausgelöst werden. Die beiden letzten Phasen können voneinander getrennt sein, sie können jedoch auch mehr oder weniger ineinander übergehen. Es wird also deutlich, daß man der taxisspezifischen Ermüdung kein stetiges Ausfließen "aktionsspezifischer Erregung" im Sinne LORENZ (1937) und PRECHT (1952) zugrunde legen darf. Gerade bei der Ermüdungsphase hat man den Eindruck, als würde die Reaktionsbereitschaft rhythmisch unterdrückt und gefördert, bis sie schließlich völlig erlischt. Ist diese Annahme richtig, so müßte man ein zentralnervöses "Antagonistenpaar" fordern, deren eines die Reaktionsbereitschaft stimuliert, das andere sie dagegen hemmt. Bei der Änderung der Reaktionsbereitschaft für die Wischhandlung der Erdkröte hatte KUCZKA (1956) ganz ähnliche Kurvenbilder erhalten.

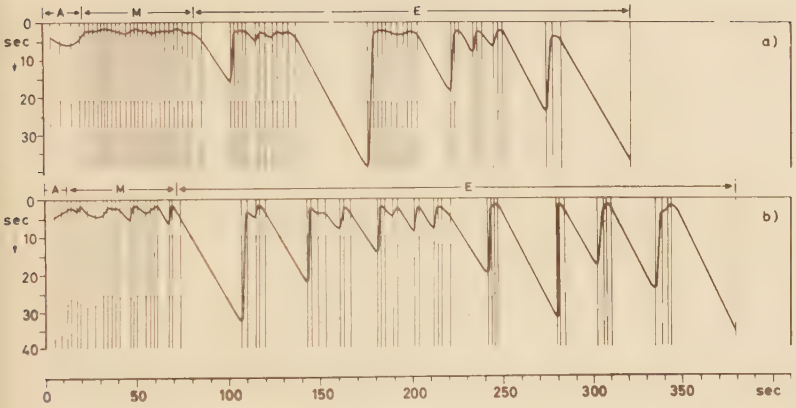


Abb.: 2

Änderung der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizserie bei zwei verschiedenen Tieren (a u. b). Darstellung der zeitlichen Folge von Richtbewegungen (senkrechte Striche) als "Tendenzkurve". A = Anlaufphase, M = Maximalphase, E = Ermüdungsphase.

1.12 Der Ermüdungsverlauf innerhalb einer Reizserienfolge

Die Versuchstiere teilte ich in drei Gruppen ein. In der 1. Gruppe wählte ich zwischen den Reizserien einer Reizserienfolge Erholungspausen von 40 min, in der 2. Gruppe von 5 min und in der 3. Gruppe von 1 min. Um vergleichbare Werte zu erhalten, nahm ich nur solche Tiere zu den Versuchen, die gleichstark reagierten. Dies prüfte ich bei jedem Tier am Vortage in einer Reizserie; als Maß für die Antwortbereitschaft verwendete ich die Reaktionsanzahl dieser Reizserie. Um den Ermüdungsverlauf innerhalb einer R e i z s e r i e n f o l g e (vgl. oben S.8) beim Einzelindividuum genau zu studieren, habe ich die Reaktionsanzahlen von Parallelversuchen absichtlich nicht gemittelt. Die Änderung der Reaktionsbereitschaft bei je einem typischen Vertreter dieser drei Gruppen veranschaulicht Abb. 3: Die Richtbereitschaft nimmt innerhalb jeder Reizserienfolge anfangs r a s c h ab und nähert sich dann l a n g s a m dem Wert Null. Die Reaktionsanzahlen der einzelnen Reizserien trug ich in ein halblogarithmisches Koordinatennetz ein in der Annahme, daß der Ermüdungsverlauf exponentiell sei. Offensichtlich trifft dies aber nur in grober Annäherung zu. Bei den Tieren der ersten beiden Gruppen nimmt die Reaktionsbereitschaft vielmehr in Form einer exponentiell gesteuerten "Schwingung" ab; die einzelnen Zwischenmaxima wiederholen sich dabei rhythmisch.

Bis auf das Fehlen einer Anlaufphase und einer lang anhaltenden Maximalphase ermüden die Tiere innerhalb einer R e i z s e r i e n f o l g e ähnlich wie in einer R e i z s e r i e . Auch hier könnte das periodische Abklingen der Reaktionsbereitschaft auf einem zentralnervösen Antagonismus beruhen. Die EIKMANNS'schen Ermüdungskurven verlaufen ganz ähnlich, allerdings erscheinen die einzelnen Zwischenmaxima viel unregelmäßiger, und sie sind auch nicht so stark ausgeprägt, vermutlich infolge der Mittelwertbildung. Dasselbe gilt auch für die Ermüdungskurven der Wischhandlung bei der Erdkröte (KUCZKA 1956).

Wie Abb. 3 weiterhin zeigt, fällt die Reaktionsbereitschaft je nach der Erholungszeit zwischen den Reizserien verschieden steil ab. Bei kürzeren Erholungspausen ermüden die Tiere schneller als bei langen. Führt man successive Reizserien in 24-Stunden-Abständen durch, so bleiben die Reaktionsanzahlen etwa auf dem gleichen Niveau; innerhalb solcher Reizserienfolgen ist im allgemeinen keine Ermüdung nachweisbar. So kann man auch die Erholung im Anschluß an eine Reizserie ("schnelle Erholung") prüfen (vgl. hierzu auch Abb. 4): Sie verläuft anfangs rasch (in den ersten 5 min), dann jedoch immer langsamer. Dabei nähert sich die Reaktionsbereitschaft zunächst einem Wert, der noch weit unterhalb des Ausgangsniveaus liegt. Diese "Restermüdung" nimmt allerdings über einen größeren Zeitabschnitt hinweg ebenfalls ab, so daß das Tier im allgemeinen nach 24 Std. (nach MENG 1958 schon nach 6 Std.) wieder seine ursprüngliche Reaktionsbereitschaft erlangt. Die Erholung vollzieht sich also in zwei Phasen: Die erste verläuft rasch, die zweite sehr langsam. Auch der Erholungsvorgang dürfte anfangs exponentiell verlaufen (vgl. auch KUCZKA 1956 und KUENZER 1958). Nach Ermüdung innerhalb einer R e i z s e r i e n f o l g e dagegen erholen

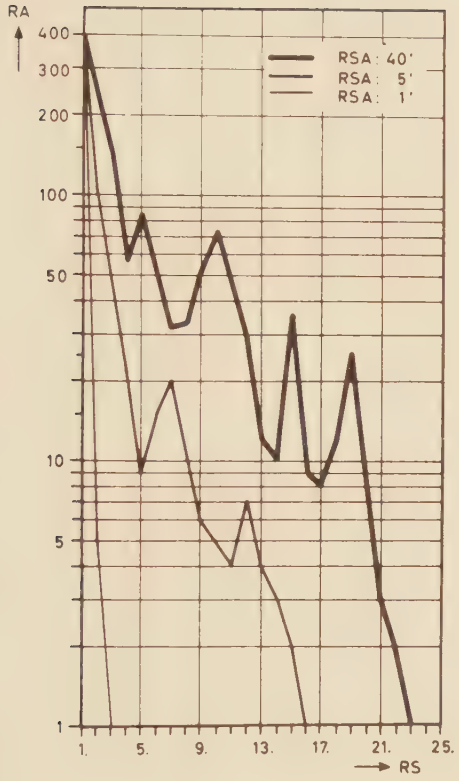


Abb.: 3

Änderung der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge bei drei Tieren mit verschiedenem Reizserienabstand (RSA) von 1 min, 5 min u. 40 min. Abszisse: Laufende Nummer der Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (RA) innerhalb einer Reizserie.

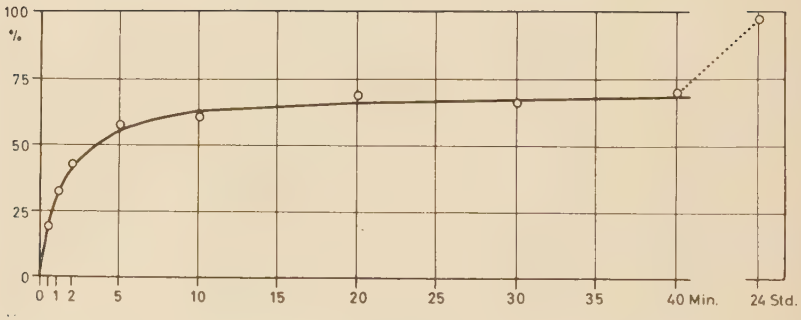


Abb.: 4

Verlauf der "schnellen" Erholung. Reaktionsanzahlen in % der Anfangsbereitschaft (Ordinate) bei 9 gleich reaktionsstarken Tieren nach verschieden langen Erholungspausen (Abszisse).

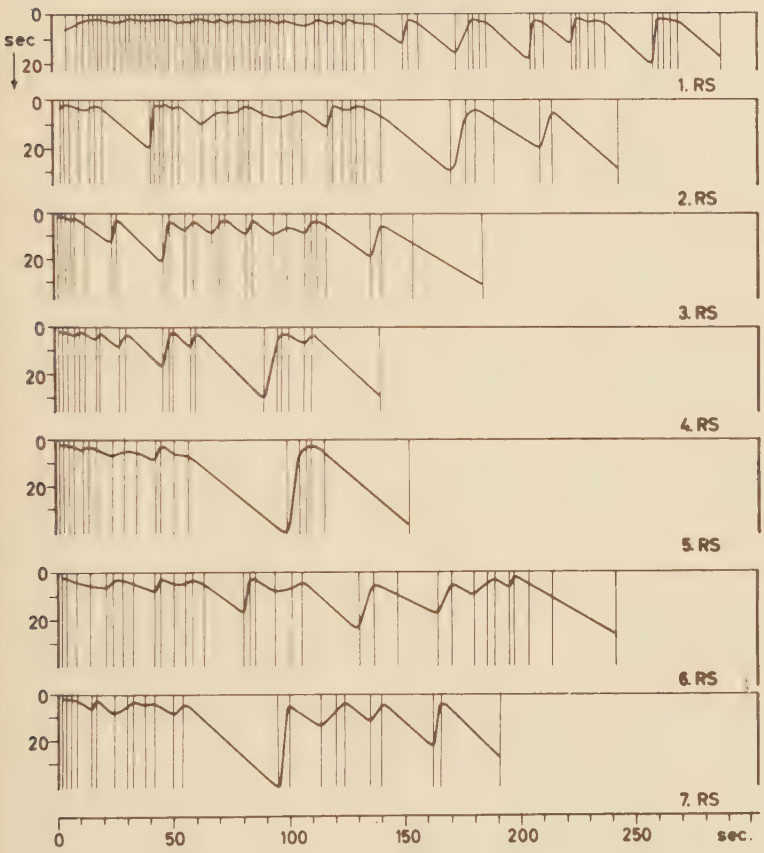


Abb.: 5

Änderung der Reaktionsbereitschaft innerhalb der Reizserien einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min). Zeitliche Lage der einzelnen Richtbewegungen (senkrechte Striche) als Tendenzkurve dargestellt.

sich die Kröten im ganzen wesentlich langsamer ("langsame Erholung"); dies wurde von EIKMANNS (1955) näher untersucht.

Die Reaktionsmaxima innerhalb einer Reizserienfolge treten durchschnittlich nach jeder 5. Reizserie auf; die Frequenz scheint bei einem und demselben Tier konstant zu sein. Bei verschiedenen Tieren kann die Variationsbreite 5 ± 2 betragen. Die Anzahl dieser Zwischenmaxima hängt offenbar von der Anzahl der Reizserien einer Reizserienfolge ab. Betrug der Reizserienabstand 1 min, so war die Reaktion häufig schon in der 3. Reizserie beendet; hier konnte kein Zwischenmaximum mehr entstehen.

Verfolgt man die Änderung der Richtbereitschaft innerhalb der Reizserien einer Reizserienfolge (Reizserienabstand: 5 min), so ergibt sich, daß die Zwischenmaxima bereits innerhalb der jeweils vorhergehenden Reizserien "eingeleitet" werden (Abb.5): Innerhalb der 1. Reizserie verläuft die Ermüdung wie bereits beschrieben (vgl. oben S. 9). Von der 2. Reizserie an entfällt die Anlaufphase und auch die Maximalphase wird nach und nach abgebaut. In der 4. und 5. Reizserie "schwingt" die Maximalphase in die Ermüdungsphase über; die Richtbereitschaft erlischt schnell. In der 5. Reizserie prägt sich die Maximalphase wieder stärker aus, am stärksten in der 6. Reizserie (Zwischenmaximum). Der beschriebene Vorgang kann sich dann von neuem wiederholen.

Das periodische Abklingen der Reaktionsbereitschaft könnte folgende Ursachen haben:
1. Da die Maxima der Richtbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge etwa gleichabständig sind, könnte man an einen allgemeinen Aktivitätsrhythmus denken. Diese Möglichkeit scheidet jedoch aus, zumal die Frequenz der einzelnen Zwischenmaxima nicht von der zeitlichen Länge des Reizserienabstandes abhängt. Sie wird vermutlich durch die Reizserienanzahl selber bestimmt; der Zeitfaktor spielt offenbar keine Rolle. 2. Durch einen noch unbekannten Regelvorgang wird eine exponentielle Verminderung als "Sollwert" von den jeweiligen "Istwerten" (Anzahl der Richtbewegungen innerhalb jeder Reizserie) in einer Reizserienfolge "eingeschwungen". Diese Hypothese scheint vorerst durchaus möglich. Ein ganz ähnliches Phänomen wird auch von TRINCKER (1954) für periodisch ablaufende Lernvorgänge bei Amblystoma diskutiert. Allerdings ergaben sich noch keinerlei Anhaltspunkte für die zentralnervösen Grundlagen solcher Regelsysteme. Hierüber sollen später die Versuche an hirndefekten Erdkröten Aufschluß geben.

1.2 Die triebbestimmenden Faktoren

Die meisten Handlungen führt ein Tier nur zu bestimmten Zeiten und unter gewissen Bedingungen aus. Zuvor wird es durch innere Prozesse in die Handelnsbereitschaft (Trieb) versetzt. Die Auslösewirkung eines Schlüsselreizes ist bekanntlich nicht konstant. Man muß zwischen triebbestimmenden Faktoren und den Schlüsselreizen selber unterscheiden ("doppelte Quantitierung", vgl.

SEITZ 1949). Auch den Ermüdungsvorgang kann man in Strenge nur dann exakt analysieren, wenn man jeweils einen der beiden Faktoren konstant hält. Bei Amphibien steht allerdings dieser Forderung ihre bekannte stoffwechselphysiologische, hormonal und vegetativ bedingte Labilität entgegen (vgl. FREISLING 1948). Dennoch soll im folgenden versucht werden, einige dieser Faktoren näher kennenzulernen.

1.21 Tageszeitliche und jahreszeitliche Einflüsse

Nach den ersten Vorversuchen ergab sich, daß die Kröten zu verschiedenen T a g e s z e i t e n unterschiedlich stark reagierten. Die Reaktionsanzahlen waren morgens zwischen 6 und 8 Uhr und abends zwischen 18 und 24 Uhr besonders hoch; in der übrigen Tageszeit reagierten die Tiere schwächer oder gar nicht. Das paßt zum Rhythmus der lokomotorischen Aktivität: Nach KLEINSTEUBER (1965) sind die Erdkröten im normalen 24-Stunden-Tag morgens gegen 6 Uhr und abends gegen 18 Uhr besonders aktiv.

Während der über zweijährigen Versuchszeit hatte ich Gelegenheit, auch die Abhängigkeit der Richtbereitschaft von der Jahreszeit zu prüfen. Hierzu ließ ich die Erdkröten bei 23°C und genügender Fütterung den Winter überdauern. In den Monaten April bis Oktober zeigten sich keine Besonderheiten. Erst in den Wintermonaten wurden die Tiere trotz konstanter Außentemperatur immer träger: Sie liefen nur noch selten in den Terrarien umher, dösten dagegen häufig vor sich hin und neigten dazu, sich einzugraben. Auch der Nahrungsbedarf war jetzt geringer als in den Sommermonaten. Meistens waren die Tiere schon nach ein bis zwei Mehlwürmern gesättigt. Entsprechend niedrig waren auch die Reaktionsanzahlen bei den Ermüdungsversuchen. Das vielfach zitierte "Zehezittern" beim Fixieren der Beute (HINSCHE 1935, HONIGMANN 1944, EIBL-EIBESFELDT 1951, SCHNEIDER 1954, EIKMANNS 1955, MENG 1958, HEUSSER 1960), welches den Erregungszustand des Tieres angeblich verraten soll, trat in dieser Zeit nur noch sehr selten auf. Diese Beobachtungen lassen ebenfalls eine deutliche Übereinstimmung mit der allgemeinen Jahresaktivität erkennen. Der Zeitpunkt des Winterschlafes wird in der freien Natur im wesentlichen durch die absinkende Bodentemperatur und durch den immer stärker werdenden Nahrungsmangel bestimmt. Die Beobachtungen an meinen überwinternden Tieren lassen jedoch darüber hinaus eine endogene Jahresrhythmik vermuten. Diese "schwingt" auch noch bei solchen Tieren mit, bei denen der Winterschlaf unterdrückt worden war. Auch während der Laichzeit zeigten überwinterte Tiere schwache, Wildfänge dagegen gar keine Beutefangreaktionen. Das Bewegungssehen stand jetzt wohl vorwiegend im Dienste der "Partnerwahl". Normalerweise wurde die Beute erst wieder im Anschluß an die Laichzeit bedeutsam (vgl. auch HEUSSER 1961).

Tageszeitliche wie auch jahreszeitliche Einflüsse wirkten sich bei den Ermüdungsversuchen allerdings nur auf die allgemeine R e a k t i o n s h ö h e aus. Das R e a k t i o n s g e f ä l l e blieb davon meistens unbeeinflusst.

1.22 Der Einfluß des Hungerzustandes

EIKMANNS (1955) konnte bei der Erdkröte keine eindeutige Abhängigkeit der Richtbereitschaft vom H u n g e r z u s t a n d feststellen. Dagegen beobachtete ich wiederholt, daß sonst reaktionsbereite Tiere, die am Vortage bis zur S ä t t i g u n g gefüttert worden waren, nur wenig oder gar nicht richteten; erst nach einer längeren Hungerperiode (1 bis 2 Wochen) stieg die Reaktionsbereitschaft wieder (vgl. auch DREES 1952, PRECHT u. FREYTAG 1958, HOPPENHEIT 1964a).

1.23 Einflüsse von Temperatur und Feuchtigkeit

Da die Erdkröten zu den wechselwarmen Tieren gehören, kann man eine Abhängigkeit der Reaktionsbereitschaft von der Temperatur annehmen. Um dies nachzuprüfen, führte ich mit 5 Erdkröten zu zwei verschiedenen Terminen successive Reizserien in 5-Minuten-Abständen durch. Am ersten Termin betrug die Außentemperatur 23°C. Die Ermüdungskurven zeigten den bereits beschriebenen Verlauf (vgl. oben S. 10). Zu einem anderen Termin prüfte ich die Reaktionsbereitschaft derselben Tiere in einem Raum, dessen Temperatur nur 8°C betrug (Abb. 6): Nach einer langen Anlaufphase und einer relativ kurzen Maximalphase brach die Reaktion in der 1. Reizserie abrupt ab. Im Verlauf der folgenden Reizserien zeigten die Tiere zunehmend weniger Reaktionsbereitschaft. Die Maximalphase wurde sehr schnell abgebaut, und in der 5. bis 7. Reizserie war die Reaktion bereits erloschen. Die Ermüdungskurven zeigten jetzt etwa den Verlauf jener Normalkurven, bei denen zwischen den einzelnen Reizserien eine Erholungspause von einer Minute gewählt wurde. Auch hier fehlten jegliche Zwischenmaxima. Temperaturen, die weit unterhalb der Vorzugstemperatur (vgl. STRÜBING 1954) liegen, beeinflussen folglich die Reaktionsbereitschaft sowohl in ihrer Höhe als auch in ihrem Ermüdungsgefälle (vgl. auch PRECHT 1952). Eine Kältestarre trat bei diesen Temperaturen noch nicht ein, allerdings bewegten sich die Tiere etwas steif und langsam (vgl. auch EIBL-EIBESFELDT 1951).

Auch die relative Luftfeuchtigkeit und Luftdruckschwankungen können sich offenbar auf die Freßstimmung auswirken. So reagierten die Tiere bei feuchtem, regnerischem Wetter ausgesprochen träge (vgl. auch MENG 1958, M.SCHLEIDT 1954, HOPPENHEIT 1964b). Dieser Befund überrascht, da ja freilebende Erdkröten in der Natur vorzugsweise bei regnerischem Wetter auf Beutefang gehen.

1.24 Olfaktorische Einflüsse

Das geruchliche Beutefinden von Anuren wurde von LOCHER (1927) und HEUSSER (1958) bei der Kreuzkröte (Bufo calamita Laur.)

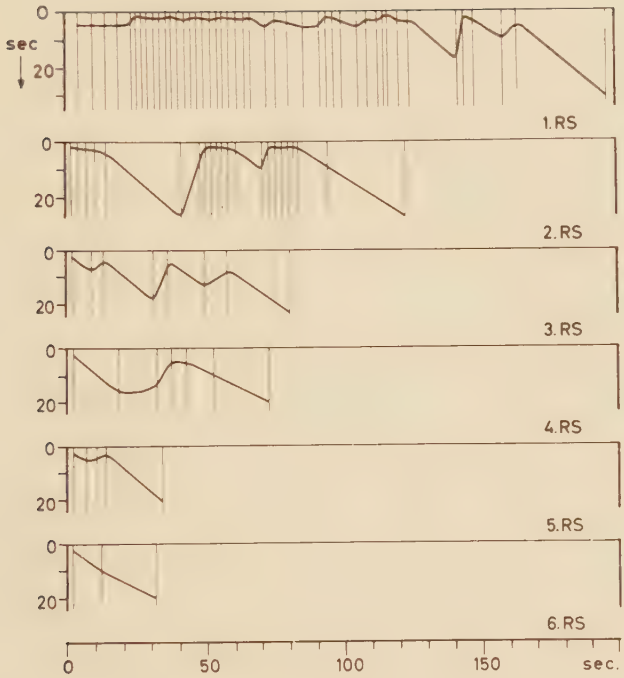


Abb.: 6

Änderung der Reaktionsbereitschaft innerhalb der Reizserien einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min) bei niedriger Außentemperatur (8°C). Zeitliche Lage der einzelnen Richtbewegungen (senkrechte Striche) als Tendenzkurve dargestellt.

beschrieben (vgl. auch BUYTENDIJK 1918). In Einzelversuchen ergab sich, daß die Kreuzkröte vermöge eines relativ gut entwickelten Witterungssinnes die Beute auch unter Ausschluß optischer Reize rein geruchlich finden kann. Durch Mehlwurmgeruch sollen nach HEUSSER (1958) sogar schlafende Tiere aufgeweckt werden. Sie suchen anschließend die Duftquelle auf und werden derart erregt, daß sie sogar nach totem Beutematerial schnappen. Beide Autoren prüften jedoch nicht, wie sich Tiere gegenüber einem Duftstoff verhalten, dessen Quelle als Beuteobjekt sie noch nicht kennengelernt hatten. Erdkröten sollen nach HEUSSER (1958) wesentlich weniger leisten, und EIBL-EIBESFELDT (1951) konnte bei Erdkröten überhaupt keine positiven geruchlichen Reaktionen nachweisen.

Meine Versuche beruhen auf folgenden Beobachtungen: In einem großen Terrarium hielt ich 30 ♂♂ und ♀♀ Erdkröten, die ich jeden 4. Tag einmal reichlich mit Mehlwürmern fütterte. Streckte ich meine Hand in das Terrarium, so flohen die Tiere in der Regel. War aber meine Hand mit Mehlwürmern gefüllt, so gerieten die Tiere in starke Erregung und liefen wild durcheinander; die Mehlwürmer konnten sie dabei nicht sehen. Auf der "Suche" nach optischen Reizen schnappten sie nacheinander und sogar nach meiner Hand. Dasselbe war zu beobachten, wenn ich von den Kröten unbemerkt körnigen Mehlwurmkot in das Terrarium hineinblies. Eingeblasene G r i e s körner wurden zwar beachtet, doch verhielten sich die Kröten ruhig und schnappten nicht danach. Versuchsweise markierte ich einmal ein Tier mit Mehlwurmkot und setzte es zu seinen Artgenossen. Dies alarmierte alle übrigen Kröten; sie versuchten, das duftende Tier offenbar phobisch zu lokalisieren und schnappten nach den Artgenossen.

Diese Beobachtungen lassen darauf schließen, daß der Geruch beim Beutefang eine - wenn auch untergeordnete - Rolle spielt. Durch Beutegeruch kann die Beutestimmung erheblich gesteigert werden. Dies kann schließlich dazu führen, daß sogar größere b e w e g t e Objekte, die normalerweise Flucht ausgelöst hätten, jetzt in den Funktionskreis des Beutefangs einbezogen werden. Für den gezielten Beutefang sind jedoch bei der Erdkröte Bewegungsreize erforderlich; noch nie sah ich eine Erdkröte nach unbeweglichen Gegenständen schnappen.

Der positive Nachweis geruchlicher Reaktionen auf Mehlwurmdurft (im Zusammenhang mit unspezifischen Bewegungsreizen) gelang allerdings nur bei Tieren, die zuvor mit Mehlwürmern gefüttert worden waren. Demzufolge zeigten "mehlwurmunerfahrene" Tiere, deren Futter kleine Regenwürmer waren, keinerlei Anzeichen geruchlicher Alarmierung auf Mehlwurmduft. Diese traten aber sofort auf, wenn die Kröten eine Zeitlang Gelegenheit hatten, den Beutegeruch mit dem Beuteobjekt zu assoziieren. Man kann in diesem Zusammenhang wohl von einer "Selbstdressur" sprechen.

Es war nun interessant, auch nachzuprüfen, in welcher Weise d u f t e r f a h r e n e und d u f t u n e r f a h r e n e Tiere auf einen völlig umweltfremden Duftstoff ansprechen. Hierzu bot ich den Erdkröten eine Zeitlang mit L a v e n d e l ö l betupfte Mehlwürmer an. In den ersten Tagen wurden diese Mehlwürmer

nur ungern angenommen. Etwa vom 3. bis 4. Tag an liefen die Kröten, allein vom Bewegungsreiz angelockt, zu den Beuteobjekten hin, blieben dann jedoch in einem Abstand von 5 bis 10 cm stehen, schlichen dann näher heran, fixierten, wendeten sich dann ab, liefen wieder heran und kehrten erneut um. Der Duftstoff war also offenbar unangenehm. Geschnappte Mehlwürmer wurden häufig wieder ausgespien; dieses Verhalten trat auch s p o n t a n gegenüber dem roten Regenwurm (Eisenia foetida Sav.) auf (vgl. auch HEUSSER 1958). Inwieweit hier Geruch, Geschmack und Erfahrung eine Rolle spielen, läßt sich vorerst nicht genau sagen; eine quantitative Untersuchung in dieser Richtung würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen. In diesem Zusammenhang galt es lediglich nachzuprüfen, ob und in welcher Weise Duftstoffe die Reaktionsbereitschaft beim Beutefang beeinflussen können.

Für die quantitativen Versuche wurde die Apparatur wie folgt abgeändert (Abb. 7): Das Versuchsgefäß (Vg) stülpte ich um, so daß der Boden nach oben zu liegen kam. Der Glasrand ruhte auf einer dünnen Scheibe vom gleichen Durchmesser. So befand sich die Erdkröte während des Versuches in einem abgeschlossenen Raum. Für die notwendige Luftzufuhr sorgten kleine, peripher in die Bodenplatte eingelassene Luftlöcher (Ll). Der Duftstoff konnte von der Bodenplatte her durch eine Duftröhre (Dr) in das Versuchsgefäß (Vg) eingeblasen werden.

Das Versuchsprogramm gliederte ich in zwei Gruppen: In der ersten wurden duftunerfahrene (u), in der zweiten dufterfahrene (e) Kröten getestet. Innerhalb jeder Versuchsgruppe führte ich zunächst successive Reizserien in 1-Minuten-Abständen im duftstoffreien Versuchsgefäß durch (1. Reizserienfolge = Erstversuch). Sofort anschließend wurde der Duftstoff (Mehlwurmduft (M) oder Lavendelduft (L)) in das Versuchsgefäß eingeblasen und die Reaktionsbereitschaft auf die Attrappe erneut geprüft (2. Reizserienfolge = Zweitversuch).

Mehlwurmduftunerfahrene (M_u) Tiere blieben im Zweitversuch stets reaktionslos. Anders verhielten sich die M_e-Tiere. Diese zeigten im Zweitversuch z.T. sogar höhere Reaktionsanzahlen als im Erstversuch. Tabelle 1 gibt einen Auszug aus den Versuchsergebnissen wieder.

Tabelle 1

			Summe der Reaktionsanzahlen einer Reizserienfolge bei 5 verschiedenen Tieren				
Gruppenbezeichnung	Versuch	Reizserienfolge	1	2	3	4	5
M_u-Tiere	normal	1.	146	107	93	58	10
	M-Duft	2.	0	0	0	0	0
M_e-Tiere	normal	1.	93	37	11	10	6
	M-Duft	2.	82	47	98	13	50

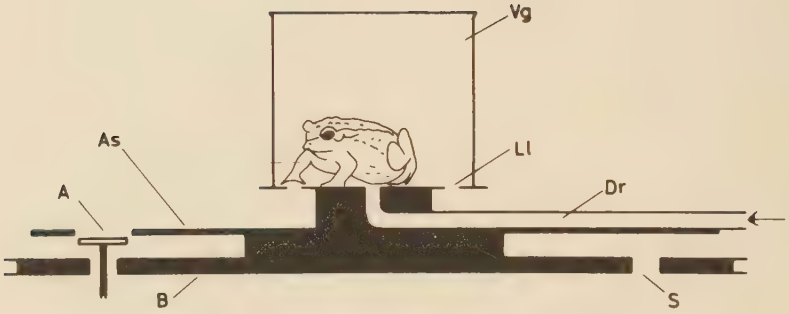


Abb.: 7

Anordnung für Duftstoffversuche (Ausschnitt). A = Attrappe, As = Attrappenschablone, B = Boden der Versuchsarena, Dr = Duftröhre, Ll = Luftloch, S = Schlitz (konzentrisch) im Boden der Versuchsarena, Vg = Versuchsgefäß mit Erdkröte. Weitere Erklärungen im Text.

Der Effekt war besonders stark bei Tieren, die von vornherein schwach reagierten. L_u- und L_e- Tiere beantworteten im Zweitversuch die Attrappe nicht. Wurde der Lavendelduft bereits im Erstversuch in das Versuchsgefäß eingeblasen, so blieb bei einigen L_e-Tieren die Attrappe unbeachtet.

Die Befunde lassen sich in zwei wesentlichen Punkten zusammenfassen: 1. Mit geeigneten Methoden kann man den Geruchssinn der Erdkröten nachweisen. Sie können mindestens zwei Duftstoffqualitäten, Mehlwurmduft und Lavendelduft, voneinander unterscheiden, wenn sie zuvor den Duftstoff mit dem Beuteobjekt assoziiert hatten. 2. Die Reaktionsbereitschaft auf bewegte Beuteobjekte läßt sich bei dufterfahrenen Tieren durch Mehlwurmduft steigern, durch Lavendelduft dagegen vermindern. War die Richtbereitschaft im duftstoffreien Raum ermüdet, so kann sie bei M_e-Tieren im mehlwurmdufterfüllten Raum erneut stimuliert werden. Der Duftstoff beeinflußt allerdings nur die Reaktionshöhe; die Ermüdungsform und das Ermüdungsgefälle innerhalb einer Reizserienfolge bleiben davon unbeeinflußt.

1.3 Inter- und intraokulare Beziehungen

1.31 Beziehungen zwischen beiden Augen

EIKMANNS (1955) fand, daß die Richtbereitschaft für beide Augen "unabhängig" erlischt. War die Richtbewegung für das eine Auge ermüdet, so löste die Attrappe auf dem anderen Auge wieder volle Reaktionen aus. Offen blieb jedoch die Frage, ob und in welcher Weise der E r m ü d u n g s v o r g a n g für ein Auge durch Reizung des anderen beeinflußt werden kann.

Ich reizte in pausenlosen Reizserien auf beiden Augen (RL) alternierend und wählte für diese Versuche Tiere aus, die innerhalb der ersten Reizserie nicht allzuviel Reaktionsbereitschaft zeigten, denn der zeitliche Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Reizserien auf einem Auge durfte nicht länger als eine Minute sein. So ließen sich die Ermüdungskurven für jedes Auge direkt mit den entsprechenden Normalkurven vergleichen. Das Ergebnis dieser Versuche ist in Abb. 8 dargestellt: Bei allen untersuchten Tieren wurde die Ermüdung der Reaktionsbereitschaft für ein Auge stark verzögert. Viele Tiere blieben bei diesem Reizprogramm erst nach der 50. bis 56. Reizserie reaktionslos; damit würden auf ein Auge 25 bis 28 Reizserien fallen. In Parallelversuchen führte ich mit ebenso reaktionsbereiten Tieren nur auf e i n e m A u g e successive Reizserien in 1 - M i n u t e n - A b s t ä n d e n durch (Normalkurven). Die zur völligen Ermüdung der Richtbereitschaft erforderliche Anzahl von Reizserien verringerte sich jetzt wesentlich; nach höchstens 7 Reizserien reagierten die Tiere in der Regel nicht mehr. Daher muß man annehmen, daß im ersten Versuch die Erholung für das eine Auge durch die Reizung

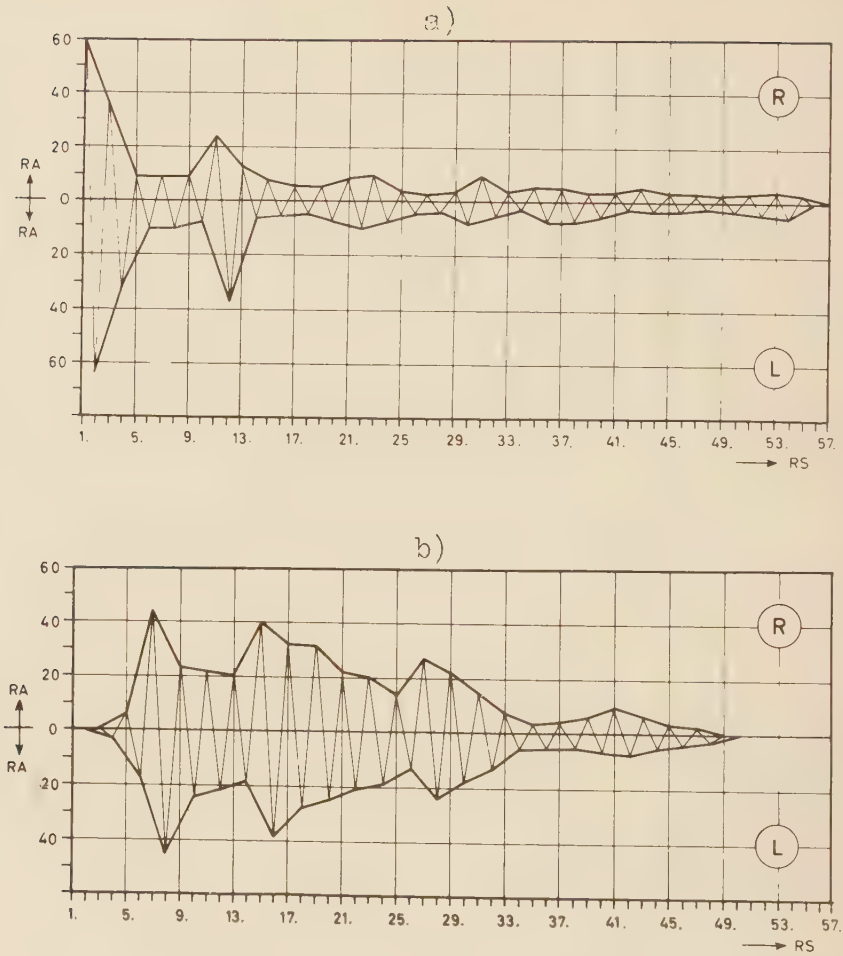


Abb.: 8

Abnahme der Reaktionsbereitschaft bei pausenloser, alternierender Reizung rechts (R) und links (L) bei zwei verschiedenen Versuchstieren (a u. b). Abszisse: Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (RA).

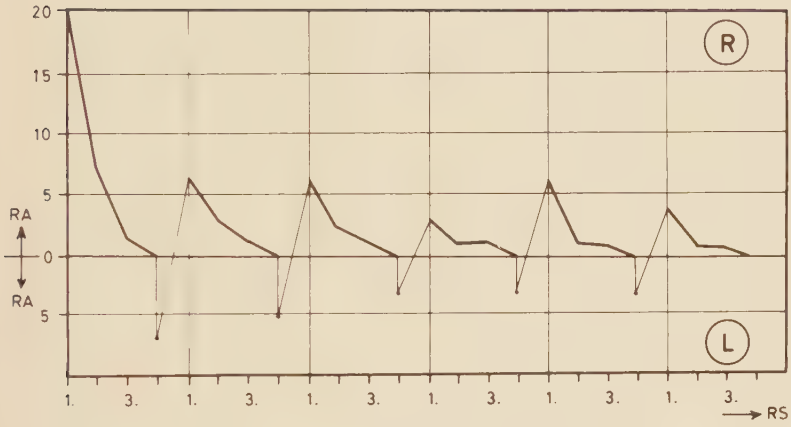


Abb.: 9

Einfluß des in einer Reizserie ermüdeten linken Auges (L) auf die Erholung des in einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 1 min) ermüdeten rechten Auges (R). Abszisse: Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (RA).

des anderen unabhängig vom Zeitfaktor beschleunigt worden war. Dieser Effekt konnte bei den einzelnen Tieren unterschiedlich stark ausgeprägt sein. Häufig stieg die Reaktionsbereitschaft anfangs für beide Augen durch die Rechts-Links-Reizungen auch nach der Art des "warming-up"-Effektes (HINDE 1954) an (b).

> Nicht alle Tiere reagierten auf beiden Augen mit gleicher Reaktionshöhe. Die Bevorzugung der einen Seite scheint zentral fixiert zu sein, denn sie wird stets beibehalten. Ähnliche Seitentendenzen hatte auch DIEBSCHLAG (1935) bei der Lokomotion der Frösche beobachtet.

Interessant ist auch die Tatsache, daß die Ermüdungskurven für beide Augen übereinstimmende Zwischenmaxima (vgl. oben S. 11 aufweisen. Ein Anstieg der Reaktionsbereitschaft auf dem einen Auge ist also mit einem solchen auf dem anderen verbunden; die Reaktionsbereitschaft "schwingt" folglich für beide Augen g l e i c h s i n n i g aus. Ganz analoge Erscheinungen beschreibt auch KUCZKA (1956) für t a k t i l e Rechts-Links-Reizungen beider Hautflanken der Erdkröte. Er führt diese gleichsinnigen "Unregelmäßigkeiten" der Ermüdung der Wischhandlung auf eine "zentrale Ursache" zurück.

Danach prüfte ich, welchen Einfluß ein kurzfristiger Wechsel der Reizung auf die Reaktionsbereitschaft nach Ermüdung eines Auges in einer R e i z s e r i e n f o l g e ausübt (vgl. Abb. 9). Hierzu führte ich zunächst successive Reizserien in 1-Minuten-Abständen auf einem Auge durch. Nach dem Erlöschen der Reaktion ermüdete ich die Richtbereitschaft für das andere Auge nur mit e i n e r einzigen Reizserie, die nicht länger als eine Minute dauerte. Anschließend prüfte ich gleich wieder die Reaktionsbereitschaft auf dem zuvor in einer Reizserienfolge ermüdeten Auge: Die Richtbereitschaft war hier jetzt wieder etwas angestiegen, und ich konnte in 1-Minuten-Abständen noch weitere Reaktionen erhalten. War die Bereitschaft erloschen, so reizte ich wieder das andere Auge und so fort. In Kontrollversuchen ergab sich, daß die Tiere eine Minute nach einer solchen Reizserienfolge normalerweise noch reaktionslos waren. Das Ergebnis dieser Versuche ist an einem Beispiel in Abb. 9 dargestellt: Auf dem zuvor ermüdeten rechten Auge stieg die Reaktionsbereitschaft nach kurzfristiger Reizung des linken. Auf dem rechten Auge erlosch die Reaktionsbereitschaft schnell (Reizserienabstand: 1 min), auf dem linken Auge langsam (Reizserienabstand mindestens 5 min). Dieses Tier zeigte beim Richten eine typische Seitentendenz; die rechte Seite wurde bevorzugt.

Um zu erfahren, ob auch allein eine neue Bewegungs- R i c h t u n g der Attrappe die Reaktionsbereitschaft für die bisherige Richtung beeinflußt, bewegte ich die Attrappe mit konstanter Winkelgeschwindigkeit langsam um das Versuchsgefäß herum, stets so, daß die Kröte sie beidäugig fixieren und ihr folgen konnte (vgl. auch EIKMANNS 1955); die Attrappenschablone wurde für diese Versuche nicht verwendet. Als Maß für die Reaktionsintensität innerhalb einer solchen Reizserie wählte ich die Anzahl der Attrappenumläufe, die notwendig war, um die Reaktionsbereitschaft des Tieres zu erschöpfen; wenn das Tier nach 30 weiteren Umläufen reaktionslos

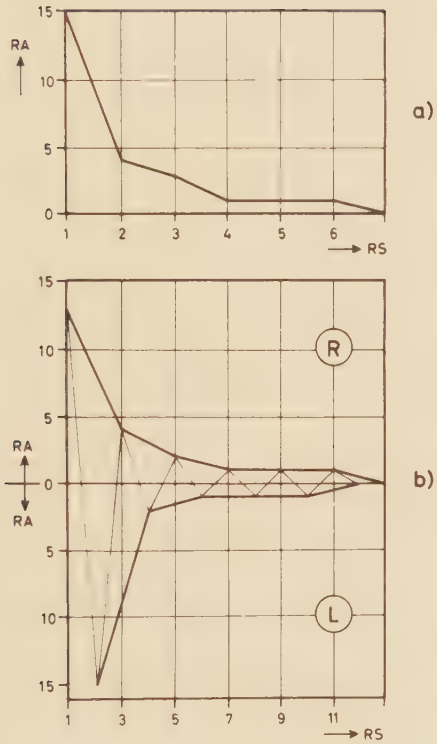


Abb.: 1o

a: Reaktionsanzahlen (RA, Ordinate) eines Tieres für die rechts umlaufende Attrappe . Reizserien (RS, Abszisse) in 5-Minutenabständen.

b: Reaktionsanzahlen desselben Tieres für die rechts (R) u. für die links (L) umlaufende Attrappe bei pausenlosem Wechsel der Umlaufrichtung .

blieb, galt der Versuch als beendet. Die Reizserien wurden in 5-Minuten-Abständen wiederholt (a-Versuche). Auch hier sank die Reaktionsbereitschaft annähernd exponentiell ab; nach 7 Reizserien blieben die Tiere im allgemeinen reaktionslos (Abb. 10a) In Parallelversuchen (b-Versuche) wurde die Umlaufrichtung der Attrappe von Reizserie zu Reizserie gewechselt. War die Reaktion für die nach rechts umlaufende Attrappe ermüdet, so wurde ihr Drehsinn sofort anschließend umgekehrt usw. Für die a- und b-Versuche wurden stets nur solche Tiere verwendet, die gleiche Reaktionsbereitschaft zeigten; diese mußte weiterhin genau so abgestimmt sein, daß bei den b-Versuchen der zeitliche Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Reizserien gleicher Umlaufrichtung nicht mehr als 5 min betrug. Auf diese Weise konnten die Reaktionsanzahlen der a- und b-Versuche direkt miteinander verglichen werden. Die Abnahme der Reaktionsbereitschaft stellt Abb. 10b an einem Beispiel dar. Das Ergebnis überrascht: Die Erdkröten ermüden zwar spezifisch für die Bewegungsrichtung der Beuteattrappe, die Ermüdungsform und das Ermüdungsgefälle sind jedoch für die identischen Bewegungsrichtungen in beiden (a u. b) nahezu gleich; die Reizserienfolgen bleiben gleich lang. Die nach l i n k s laufende Attrappe fördert also keineswegs die Erholung der zuvor durch die r e c h t s umlaufende Attrappe ermüdeten Reaktionsbereitschaft. EIKMANNS (1955) konnte sogar feststellen, daß die Tiere nach einer Rechtsreizung in geringem Maße auch für die anschließende Linksreizung mitermüdet waren. Da das Tier die Attrappe stets binokular verfolgt, ermüden sowohl bei der Linksdrehung als auch bei der Rechtsdrehung die Fixierstellen beider Augen. Die von den Augen ausgehenden Erregungen sind je nach Umlaufrichtung der Attrappe verschieden "getönt", und insofern kann das Merkmal B e w e g u n g s r i c h t u n g zentral unterschieden werden. Diese Unterschiede sind aber offenbar nicht groß genug, um durch einen ständigen Wechsel die Ermüdung für jede Bewegungsrichtung zu verzögern.

1.32 Beziehungen innerhalb der Retina eines Auges

Nach EIKMANNS (1955) ermüdet die Richtbewegung auch streng spezifisch für das Lokalzeichen der Attrappe: Ist die Richtbereitschaft für einen Attrappendarbietungswinkel ermüdet, so löst die Attrappe unter einem anderen Blickwinkel erneut Richtbewegungen aus. Ich prüfte, ob auch die Richtbereitschaft für verschiedene Retinapartien verschieden stark ermüdet, und in welcher Weise die Ermüdung für eine Retinapartie durch einen kurzfristigen Wechsel des Attrappendarbietungswinkels beeinflußt wird.

1. 321 Successive Reizserienfolgen auf verschiedenen Retinapartien

Um die Winkeltreue innerhalb jeder Reizserienfolge zu gewährleisten, verwendete ich Attrappenschablonen unterschiedlicher Lochzahl (vgl. Tab. 2 und Abb. 11).

Tabelle 2

Retinapartie	A	B	C	D	E
Zahl d.Löcher	12	8	6	4	3
Winkelabstand d. Löcher	30°	45°	60°	90°	120°
Blickwinkel (gemessen zur opt.Achse)	1) -27° bis -9°	-5° bis +10°	+13° bis +28°	+44° bis +56°	+72° bis +82°

Für je 5 verschiedene Darbietungswinkel wurde je eine Reizserienfolge (Reizserienabstand = 1 min) durchgeführt. Der zeitliche Abstand zwischen zwei Reizserienfolgen auf benachbarten Retinapartien betrug ebenfalls 1 min. Die Versuche gliederte ich in zwei Gruppen zu je 5 Tieren. In der einen Versuchsgruppe reizte ich zunächst unter einem großen Blickwinkel und verkleinerte ihn dann von Reizserienfolge zu Reizserienfolge; dabei wurden benachbarte Retinapartien in n a s a l-t e m p o r a l e r Richtung gereizt (N-T-Gruppe; vgl. Abb.12). In der zweiten Versuchsgruppe reizte ich umgekehrt in t e m p o r a l-n a s a l e r Richtung (T-N-Gruppe).

Wie Abb. 12 als Beispiel zeigt, ermüdet die Richtbereitschaft für die einzelnen Retinapartien unterschiedlich stark. In b e i d e n Versuchsgruppen ließ sich dabei ein deutlicher Gradient feststellen: Je kleiner der Blickwinkel (auf die Augenachse bezogen) wurde, umso höher stieg die Reaktionsbereitschaft.

Bei zwei N-T-Tieren bewirkten successive Reizserienfolgen auf benachbarten Retinapartien offenbar eine allgemeine Steigerung der Richtbereitschaft (a). Die Form der Ermüdungskurven für die Retinapartien A und B unterschied sich in ganz auffälliger Weise von den entsprechenden Normalkurven. Die Ermüdung verzögerte sich stark,

---

1) Nach SCHNEIDER (1954) liegt dieser Blickwinkel bereits am Rande des binokularen Gesichtsfeldes.

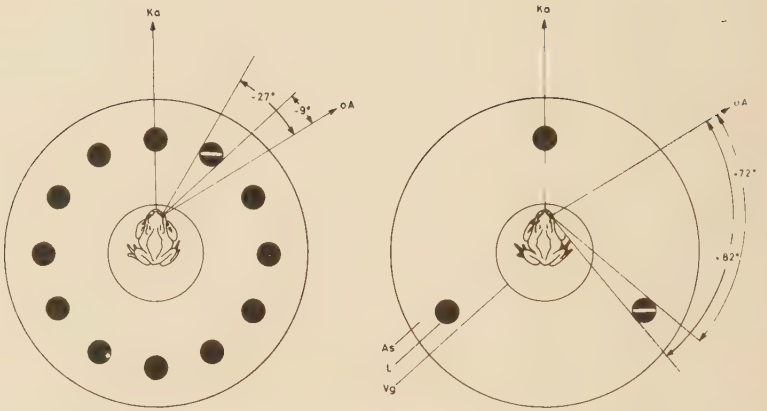


Abb.: 11

Versuchsanordnung für Reizung verschiedener Retinapartien. Zwei Beispiele: 30^{o}-Attrappenschablone (a) und 120^{o}-Attrappenschablone (b) . As = Attrappenschablone, Ka = Körpermediane, L = Loch i.d. As, oA = optische Achse, Vg = Versuchsgefäß mit Kröte.

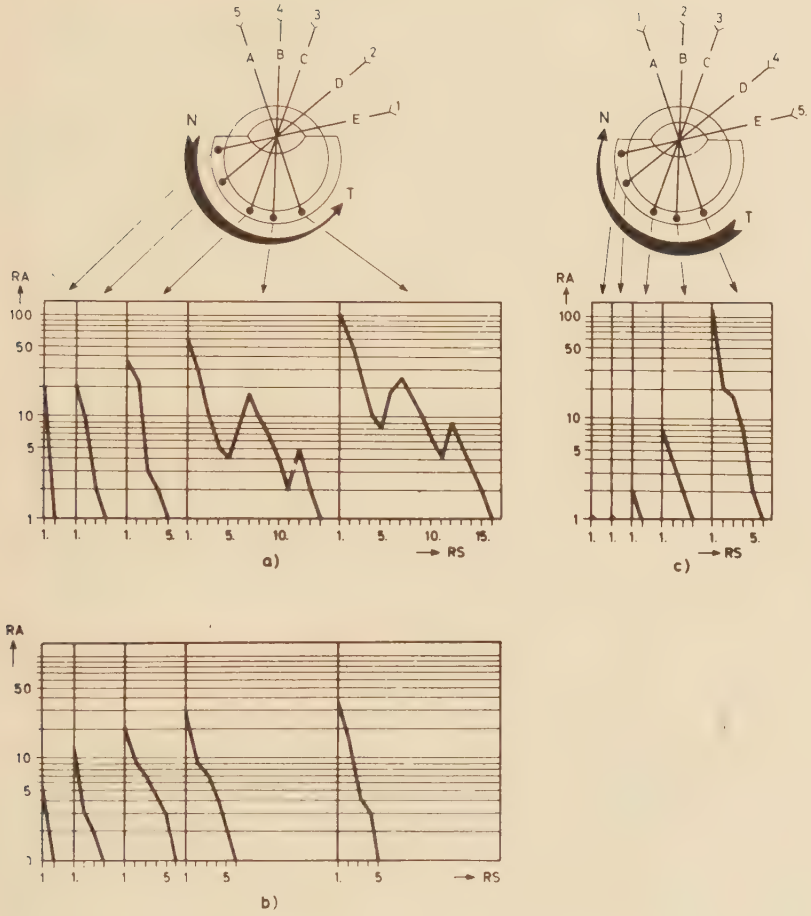


Abb.: 12

Ermüdungsverlauf der Richtbewegung für verschiedene Darbietungswinkel der Attrappe.

a,b: Successive Reizserienfolgen (1–5) auf verschiedenen Retinapar - tien (E - A) des rechten Auges in nasal-temporaler Richtung.

c: Ebenso in temporal-nasaler Richtung. Abszisse: Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (RA).

und es traten stets zwei Zwischenmaxima auf. Die Ermüdungsform würde etwa derjenigen von Normalkurven mit einem Reizserienabstand von 5 min entsprechen. Man kann daher annehmen, daß die Reaktionsbereitschaft beim Verschieben der Attrappenabbildung in nasal-temporaler Richtung ansteigt, weil die Reizung der einen Retinapartie die Ansprechbarkeit der temporalwärts liegenden nächsten erhöht. Diese Unterschiede erinnern formal an die Steuerung der optomotorischen Reaktionen von Fröschen; nur die Bildwanderung auf der Retina in nasal-temporaler Richtung löst die Reaktion aus (BIRUKOW 1937). Beim B e w e g u n g s s e h e n der Erdkröten kam allerdings EIKMANNS (1955) zu entgegengesetzten Ergebnissen: Die Reaktionsbereitschaft stieg an, wenn sich das Beuteobjekt aus dem binokularen Gesichtsfeld heraus zur Peripherie bewegte, also auf der Retina in temporal-nasaler Richtung. Bei den drei übrigen Tieren, die allerdings im ganzen weniger aktiv waren, konnte ich keinen solchen Reaktionsanstieg feststellen (b).

Bei allen Tieren der T-N-Gruppe wirkten dagegen successive Reizserienfolgen durchweg r e a k t i o n s h e m m e n d (c). Der Ermüdungsverlauf in der 1. Reizserienfolge entsprach durchaus dem der Normalreaktionen. Für größere Blickwinkel ermüdete die Richtbewegung allerdings sehr schnell. Reize, die auf die Retinapartien E und D fielen, lösten sogar im allgemeinen überhaupt nicht aus. Demnach bewirkt hier Reizung der einen Netzhautstelle eine "Mitermüdung" der nasalwärts liegenden nächsten.

1.322 Kurzfristige Änderung des Darbietungswinkels

Bei 7 verschieden reaktionsbereiten Tieren ersetzte ich die Erholungspausen zwischen den Reizserien durch kurzfristige Änderungen des Attrappendarbietungswinkels; diese dauerten nur wenige Sekunden, so daß der Zeitfaktor kaum mitspielte. Das Ergebnis dieser Versuche war sehr einheitlich (Abb. 13). Grundsätzlich konnte bei jedem Versuchstier die Erholung durch einmalige Reizung einer anderen Retinapartie beschleunigt werden. Dieser Effekt war bei gut reagierenden Tieren besonders ausgeprägt. Allerdings hielt die stimulierende Wirkung nicht unbegrenzt lange an. Verglichen mit Normalkurven bei einem Reizserienabstand von 1min, weisen alle diese Ermüdungskurven ein stark ausgebildetes Zwischenmaximum auf. Daraus könnte man schließen, daß die Erholung durch eine kurzfristige Änderung des Reizwinkels stärker gefördert wurde als durch eine Erholungspause von 1 min. Doch erlosch die Reaktionsbereitschaft schneller als bei successiven Reizserien in 5-Minuten-Abständen (Abb. 14); ein zweites Zwischenmaximum wurde im allgemeinen nicht mehr aufgebaut.

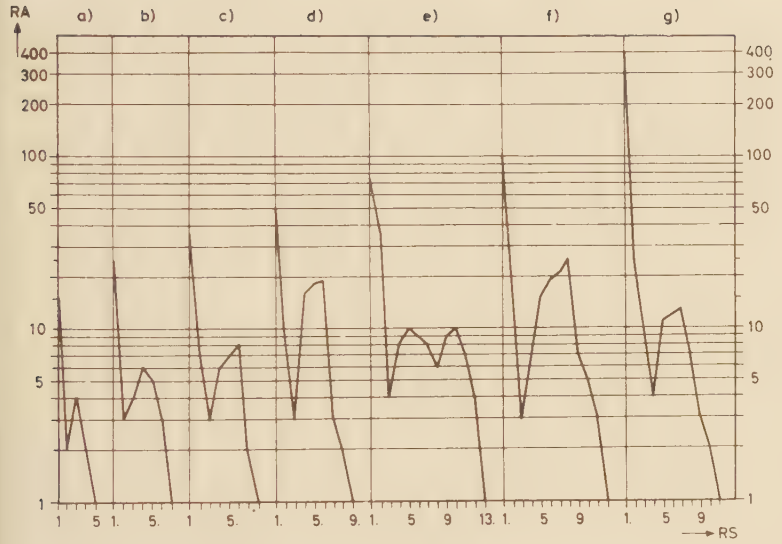


Abb.: 13

Einfluß von Reizwinkeländerungen auf den Ermüdungsverlauf bei 7 unterschiedlich reaktionsstarken Tieren (a - g). Die Reizserienpausen wurden durch eine kurzfristige Änderung des Attrappendarbietungswinkels ersetzt. Abszisse: Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (RA).

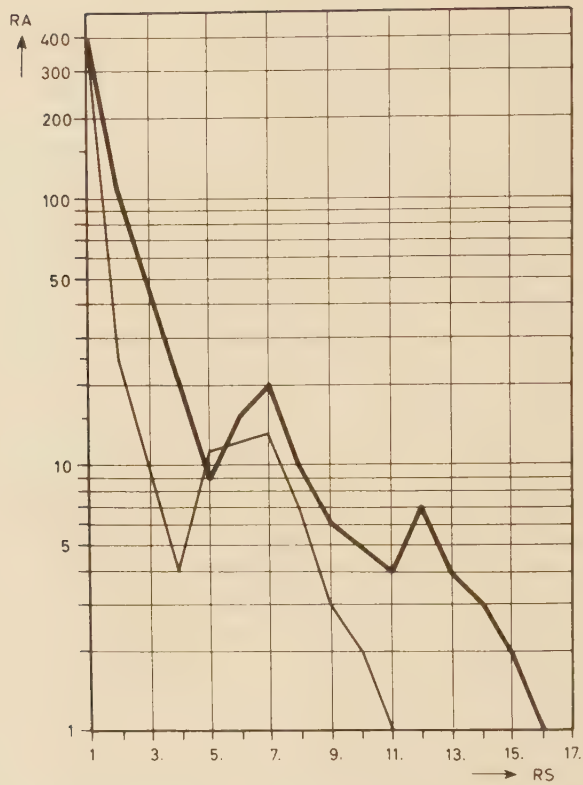


Abb.: 14

Vergleich der Zwischenmaximasequenz bei successiven Reizserien in 5-Minutenabständen (stark gezeichnete Kurve) und bei Ersatz der Reizserienpausen durch kurzfristige Änderung des Attrappendarbietungs - winkels (dünn gezeichnete Kurve). Abszisse: Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (RA).

1.4 Der Einfluß von Begleitreizen

Im Rahmen dieser Versuche sollte geprüft werden, in welcher Weise die Richtbereitschaft durch akustische und taktile B e g l e i t r e i z e beeinflußt wird, d.h. wie sich die Erdkröte verhält, wenn sie durch zwei verschiedene Schlüsselreize simultan in zwei verschiedenen Funktionskreisen aktiviert wird.

1.41 Akustische Reize

Als akustisches Signal diente eine elektrische Klingel oberhalb der Versuchsarena. Das Klingelzeichen ertönte, sobald die Attrappe für die Kröte sichtbar wurde. Ermüdete man die Richtbewegung (auf einem Auge bei konstantem Reizwinkel) innerhalb einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min), wobei Reizserien mit akustischem Begleitreiz (Reizkombinationsserien) und ohne Begleitreiz (Einzelreizserien) abwechselten, so verliefen an aufeinanderfolgenden Tagen die Änderungen der Reaktionsbereitschaft so wie es Abb. 15 als Beispiel veranschaulicht: Reizserien m i t akustischem Begleitreiz ergaben an den ersten drei Tagen niedrigere Reaktionsanzahlen als bei "stummer" Darbietung der Attrappe (a). Diese Unterschiede waren stets am Anfang einer Reizserienfolge ausgeprägt; im weiteren Ermüdungsverlauf glichen sie sich wieder aus. In diesem Fall muß angenommen werden, daß die Aufmerksamkeit für die Attrappe durch den akustischen Reiz abgelenkt worden war. Vom 4. Tag an wurde jedoch der Begleitreiz nicht mehr beachtet; das Tier hatte sich offenbar an ihn gewöhnt, und die Reaktionsbereitschaft verminderte sich in der üblichen Weise. Die Zwischenmaxima erschienen jetzt wieder in regelmäßiger Folge; ihre Frequenz war aber etwas geringer als bei entsprechenden Normalkurven.

Bei anderen Tieren ließ sich nach einer solchen Aufmerksamkeitsverschiebung in der nächsten Reizserienfolge auch eine R e a k t i o n s u m k e h r beobachten (b, 2. und 3. Tag): Dann wurde der akustische Reiz selber zum "Auslöser" der Richtbewegung. Reizkombinationsserien ergaben jetzt höhere Reaktionsanzahlen als Einzelreizserien. Setzte das Klingelzeichen ein, bevor die Attrappe im peripheren Gesichtsfeld der Erdkröte erschien, so richtete sie zunächst dorthin, wo die Attrappe am Ende der vorangegangenen Reizserie gestanden hatte. Diese Assoziation schwächte sich innerhalb der folgenden beiden Tage ab, und am 5. und 6. Tag konnte erneut eine Reaktionsumkehr eintreten: Die Richtbereitschaft wurde durch den akustischen Reiz wieder unterdrückt. Vom 7. Tag an hatte sich das Tier schließlich an den Begleitreiz gewöhnt.

Ein ganz ähnliches Phänomen beschrieb auch DIEBSCHLAG (1935) in einem etwas anderen Zusammenhang bei Fröschen: Stets dann, wenn der Frosch zum Sprung ansetzen wollte, ertönte ein Summerton. Nach mehrmaliger Kombination von Summerton und Sprung blieben die Tiere schließlich bewegungslos. Anschließend verhielten sie sich genau entgegengesetzt: Sie sprangen erst dann,

a)

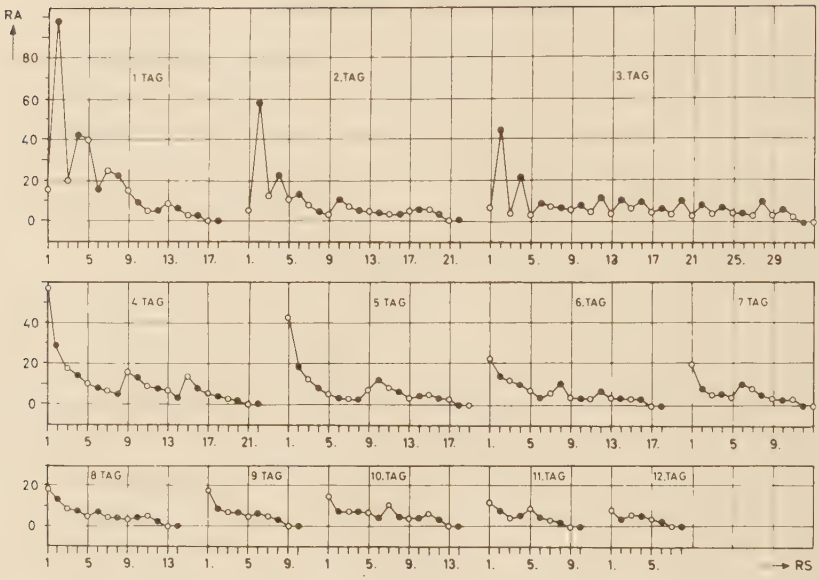
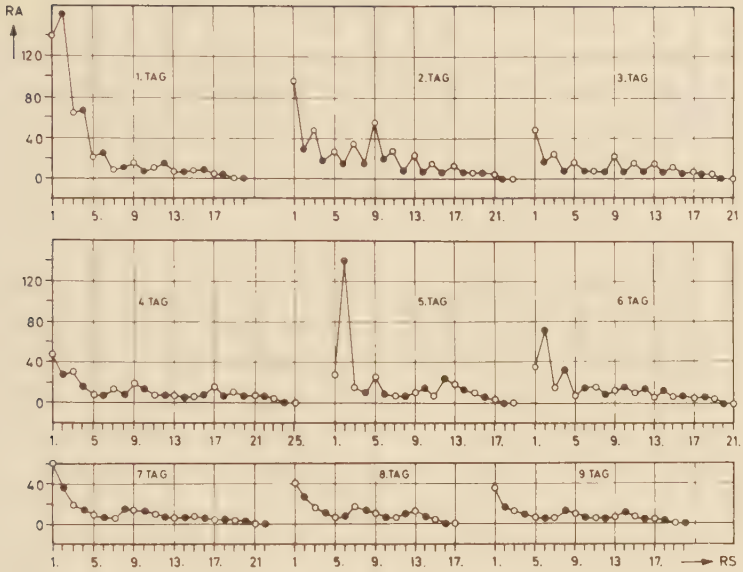


Abb.: 15

Einfluß akustischer Begleitreize auf die Richtbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min) an aufeinander-

b)



folgenden Tagen bei zwei verschiedenen Tieren (a u. b). Abszisse: Reizserien mit akustischem Begleitreiz (O) und Reizserien ohne Begleitreiz (●). Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen.

wenn der Ton erklang. DIEBSCHLAG führte dieses Verhalten auf eine "Assoziationsumkehr" zurück.

Es gab jedoch auch Tiere, bei denen der akustische Begleitreiz den Ermüdungsverlauf innerhalb einer Reizserienfolge offenbar überhaupt nicht beeinflußte. In diesen Fällen wurde die Änderung der Reaktionsbereitschaft i n n e r h a l b einer einzelnen R e i z k o m b i n a t i o n s s e r i e näher untersucht (Abb. 16). Die zeitliche Aufeinanderfolge der Richtbewegungen und ihre Anzahl registrierte ich dabei wieder mit Hilfe eines Kymographen. Für die Normalreizung (b) ergab sich das bereits beschriebene Bild (vgl. oben S.9): Auf eine kurze Anlaufphase folgte eine Periode, in der die Richtbewegungen in rascher Folge erschienen (Maximalphase); anschließend sank die Reaktionsbereitschaft bis zum Erlöschen (Ermüdungsphase). Verknüpfte man jedoch den optischen Reiz (bewegte Attrappe) mit dem akustischen, so wurde die Reaktion von Anfang an stark unterdrückt (a). In diesem Wechselspiel zweier antagonistischer Kräfte siegte schließlich der Bewegungsreiz: Das Klingelzeichen blieb nach etwa 200 sec unbeachtet, und es folgte eine Phase maximaler Reaktionsbereitschaft, worauf die Reaktion abrupt erlosch. So sind die beiden Tendenzkurven in Abb. 16 für die Einzelreizserie (b) und die Reizkombinationsserie (a) annähernd spiegelsymmetrisch. Die Gesamtanzahl der Richtbewegungen ist in beiden Fällen nahezu die gleiche.

Durch akustische Begleitreize kann also die Reaktionsbereitschaft auf eine Beuteattrappe a n h a l t e n d oder k u r z f r i s t i g unterdrückt werden. Im ersten Fall gewöhnt sich das Tier an den akustischen Reiz l a n g s a m, im zweiten Fall s c h n e l l, und es kommt lediglich zu einer Verschiebung der Phase maximaler Richtbereitschaft. Der akustische Begleitreiz kann jedoch bei gleicher Darbietungsweise auch zum A u s l ö s e r werden; diese Assoziation ist einem bedingten Reflex ähnlich.

1.42 Taktile Reize

1.421 Punktförmige Reize

Nach KUCZKA (1956) läßt sich auch die Wischhandlung der Erdkröte ermüden, wenn man einen Hautpunkt in konstanten Zeitabständen mit gleicher Stärke reizt. Die taktilen Reize setzte ich mit Hilfe eines U-förmig gebogenen Reizgebers, der an seinem freien Ende die Reizborste trug; es ragte durch einen Vorhangschlitz in die Arena hinein. Das andere Ende diente außen als Haltegriff. Beim Erscheinen der Attrappe wurde eine Hautstelle der Kröte in 1-Sekunden-Abständen mit der Tastborste gereizt (Reizkombinationsserie). Die Reaktionsanzahlen für die optisch ausgelösten Richtbewegungen und die taktil ausgelösten Wischhandlungen wurden während des Versuches auf Tonband gesprochen und anschließend mit Hilfe eines Kymographen ausgewertet. Diese Versuche hatten gegenüber den akustischen Begleitreizversuchen einen wichtigen Vorteil: In den Reizkombinationsserien konnte die Reaktionsbereitschaft für b e i d e Funktionskreise messend verfolgt werden.

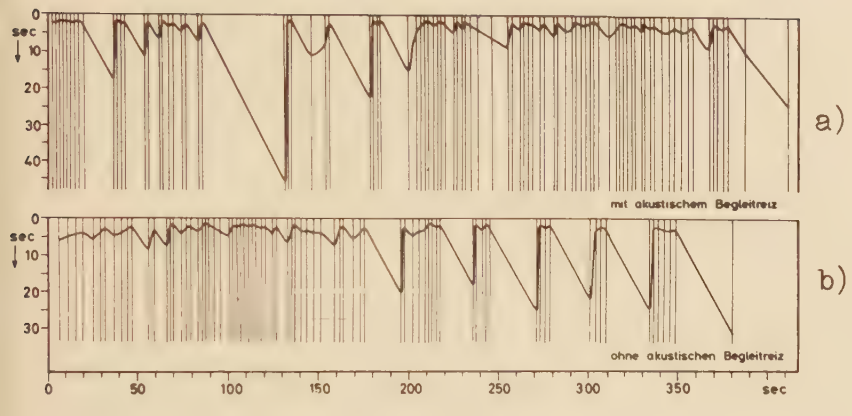


Abb.: 16

Änderung der Richtbereitschaft innerhalb einer Reizserie bei akustischen Begleitreizen (a) und bei "stummer" Darbietung der Attrappe (b). Zeitliche Folge der Richtbewegungen (senkrechte Striche) als Tendenzkurve dargestellt.

Zunächst prüfte ich die Änderung der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizkombinationsserie (Abb. 17): Ähnlich wie bei den akustischen Begleitreizen wurde auch hier die Richtbereitschaft zu Beginn einer Reizkombinationsserie unterdrückt (a u. b). Je mehr sich das Tier jedoch an die taktilen Begleitreize gewöhnte, um so mehr stieg seine Reaktionsbereitschaft für die Attrappe an. Hohe Richtaktivität war in der Regel auch mit ebensolcher Wischaktivität verknüpft und umgekehrt. Bei manchen reaktionsschwächeren Tieren fehlte eine V e r s c h i e b u n g der Phase maximaler Richtbereitschaft; die Reaktion wurde hier vermutlich im g a n z e n unterdrückt (c).

In weiteren Versuchen zeigte sich, daß der Anblick der Attrappe seinerseits auch eine Erhöhung der taktilen Reizschwelle bewirkte. So waren die Reaktionsanzahlen für Wischhandlungen in Reizkombinationsserien weit niedriger als in Einzelreizserien, in denen lediglich der taktile Reiz geboten wurde. Dieser Befund stimmt im Prinzip mit den unveröffentlichten Ergebnissen einer Mitarbeiterin von BIRUKOW überein, wonach die taktilen Reizschwellen bei g e b l e n d e t e n Fröschen niedriger als bei Normaltieren sind (Zit. bei BIRUKOW 1951). Auch DIEBSCHLAG (1938) stellte bei Fröschen fest, daß die Wischbereitschaft durch starke "optische Bindung" vermindert wurde: In einem rotierenden Nystagmuszylinder konnte die Wischhandlung auch beim Betupfen mit 10%-iger Essigsäure nicht mehr ausgelöst werden.

Analog zu Kapitel 1.41 führte ich auch successive Reizserien in 5-Minuten-Abständen durch, wobei Reizkombinationsserien und Einzelreizserien abwechselten. Das Ergebnis solcher Versuche zeigt als Beispiel Abb. 18: Innerhalb der Reizserienfolge wurde die Ermüdung für Richtbewegungen erheblich verzögert; dabei schwankten die Reaktionsanzahlen von Reizserie zu Reizserie sehr stark (a). In der 28. Reizserie stieg die Reaktionsbereitschaft nahezu bis auf ihren Anfangswert wieder an; nach der 40. Reizserie wurde der Versuch abgebrochen (er hatte bis dahin etwa 8 Std. gedauert). Die Wischaktivität war bei diesem Tier relativ gering; sie erlosch bereits nach der 19. Reizserie. Ein Vergleich der Reaktionsanzahlen für Richtbewegungen (b) zeigt, daß die Tiere in Reizkombinationsserien meist weniger richteten als in Einzelreizserien. Diese Unterschiede werden besonders deutlich, wenn man die Änderung der Richtbereitschaft innerhalb der Einzelreiz- und Reizkombinationsserien untersucht (Abb. 19): In Reizkombinationsserien wurden die Richtbewegungen im ganzen wohl rascher hintereinander ausgeführt, dafür klang aber die Reaktion schneller ab. In Einzelreizserien erschienen mehrere Richtbewegungen jeweils schnell nacheinander, aber durch längere Pausen getrennt; die Tiere reagierten jedoch länger, daraus resultierte die höhere Reaktionsanzahl. Maximal- und Ermüdungsphasen ließen sich hier weder in Einzel- noch in Reizkombinationsserien scharf voneinander trennen.

Wie ein Vergleich mit der entsprechenden Normalkurve zeigt (Abb.18c), kann man annehmen, daß die ungewöhnlich langsame und unregelmäßige Abnahme der Richtbereitschaft in Abb.18a nicht ein Sonderfall ist. Um die Frage zu entscheiden, ob diese langsame Abnahme der Richtbereitschaft allein eine Folge der taktilen Reizungen war, ermüdete

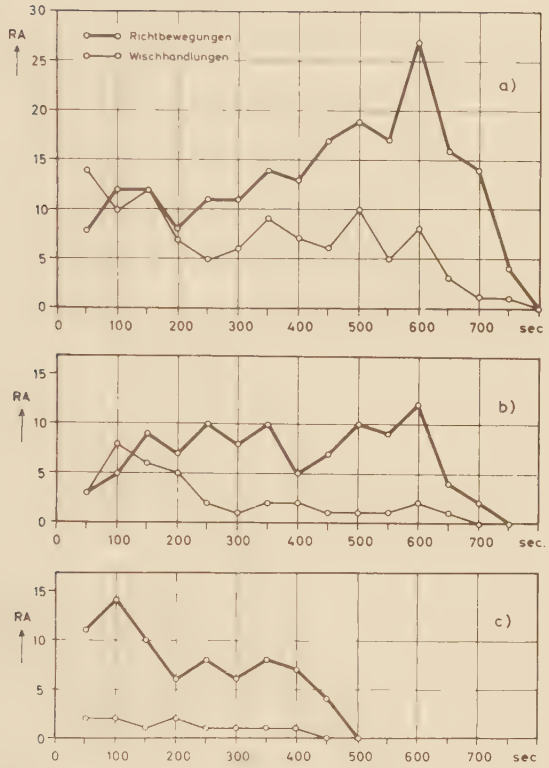


Abb.: 17

Änderung der Reaktionsbereitschaft für Richtbewegungen und Wischhandlungen dreier unterschiedlich reaktionsbereiter Tiere (a - c) innerhalb einer Reizserie bei optisch-taktiler Reizverknüpfung. Anzahl der Richtbewegungen bzw. Wischhandlungen (Ordinate) pro 50-sec-Intervall (Abszisse).

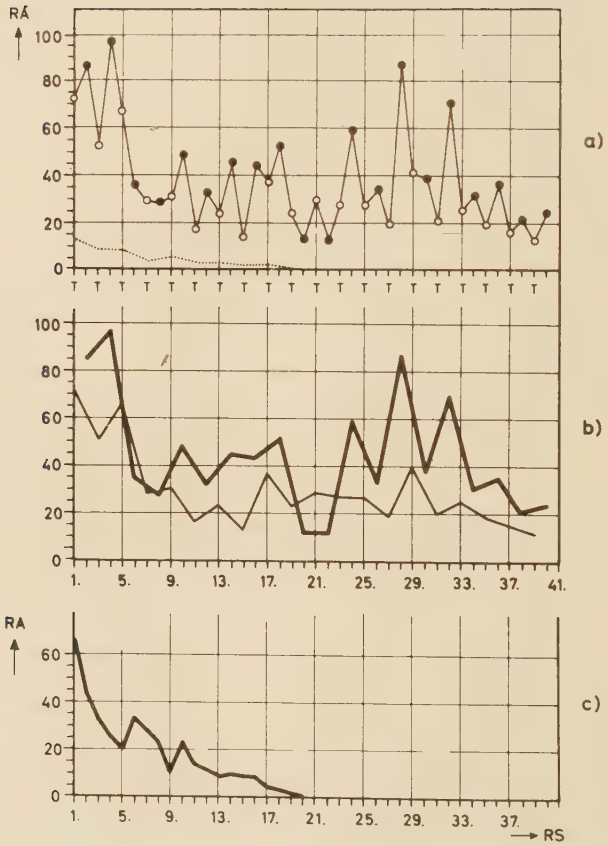


Abb.: 18

a,b: Einfluß taktiler (T) Begleitreize auf die Richtbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min) eines Tieres. Reizserien (RS, Abszisse) mit taktilen Begleitreizen (O bzw. ——) und Reizserien ohne Begleitreize (● bzw. ▬). Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (O—● bzw. ═) und Wischhandlungen (...). c: Abnahme der Richtbereitschaft desselben Tieres bei Normalreizung.

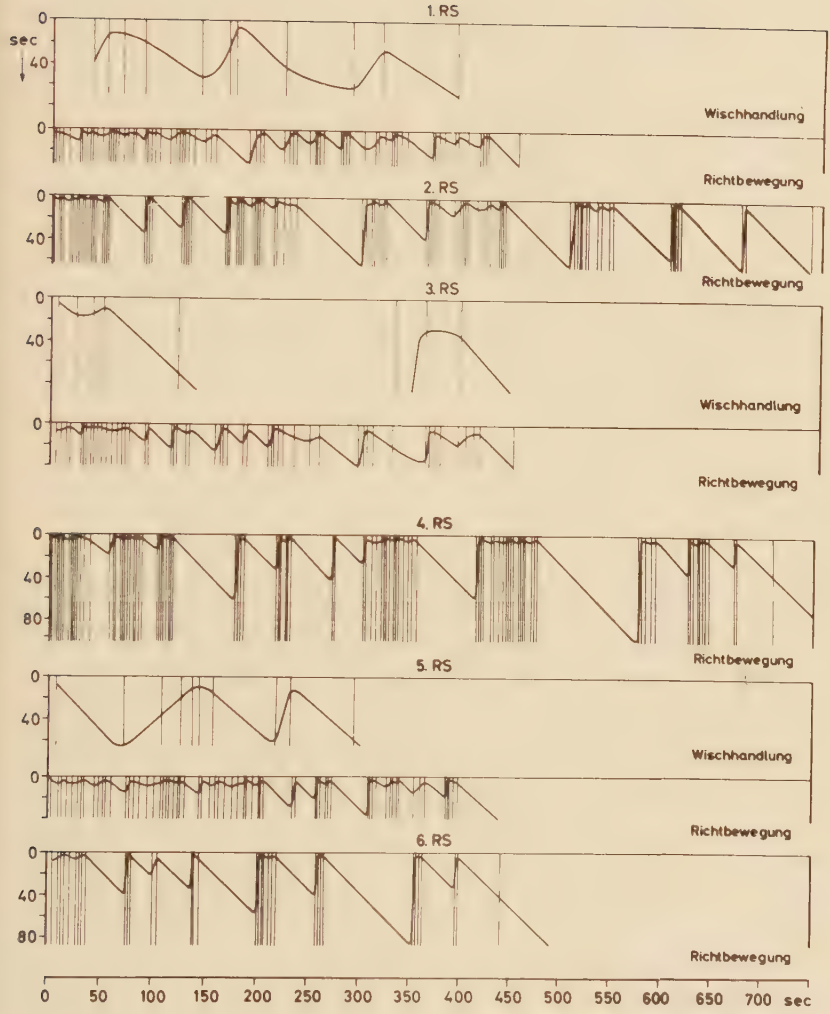


Abb.: 19

Änderung der Reaktionsbereitschaft für Richtbewegungen und Wischhandlungen innerhalb der ersten 6 Reizserien der Reizserienfolge von Abb.: 18a . "Tendenzkurven".

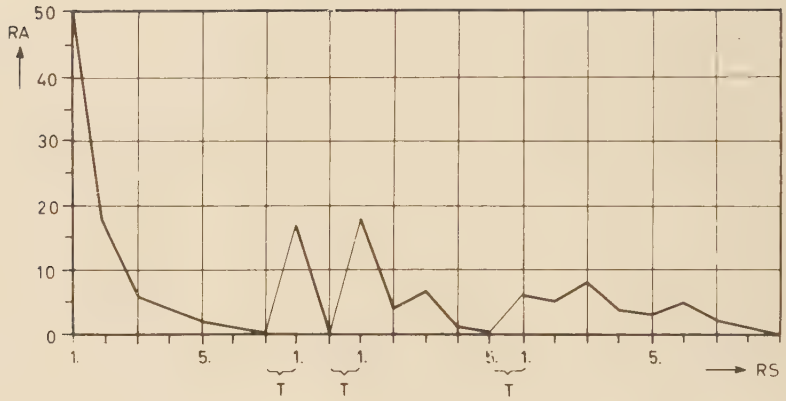


Abb.: 2o

Einfluß taktiler (T) Reize auf die Erholung der Richtbereitschaft nach ihrer jeweiligen Ermüdung in einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 1 min). Abszisse: Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen.

ich die Richtbewegung (ohne Begleitreiz) zunächst in einer Reizserienfolge mit Reizserienabstand von 1 min. Nach dem Erlöschen der Reaktion wurde eine Hautflanke des Tieres in 1-Sekunden-Abständen eine Minute lang taktil gereizt. Sofort anschließend ließen sich mit der Attrappe wieder Richtbewegungen auslösen. Das beweist, daß taktile Reizung die Erholung der Richtbereitschaft beschleunigen kann (Abb. 20).

Wie diese Befunde zeigen, kann die Erdkröte simultan zwei verschiedene Handlungen, Wischen und Richten, ausführen, ohne dabei in einen "Konflikt" zu geraten. In dieser Situation ist jedoch ihr Handeln nicht voraussagbar; die Maxima der Wisch- bzw. Richtbereitschaft können an beliebigen Stellen einer kombinierten Reizserie auftreten. Durchweg hemmen zwar bei kombinierter Reizung die taktilen Reize die Richtbereitschaft wohl infolge einer A u f m e r k s a m k e i t s v e r s c h i e b u n g . Jedoch fördern sie umgekehrt die Erholung des zuvor ermüdeten Richtens, beseitigen also die "Richthemmung", wahrscheinlich durch eine unspezifische A u f m e r k s a m k e i t s s t e i g e r u n g .

1.422 Flächenreize

Im Anschluß an die Ergebnisse von Kap. 1.421 lag es nahe, zu untersuchen, welchen Einfluß g r o ß f l ä c h i g e Berührungsreize auf die Richtbereitschaft ausüben. Als Begleitreiz diente Wasser. Es wurde für die Reizkombinationsserien etwa 2 cm hoch in das Versuchsgefäß gefüllt, so daß es Bauch und Flanken des Tieres berührte, die Sicht auf die Attrappe jedoch frei ließ; der Wasserstand war gerade so abgestimmt, daß das Tier darin nicht schwimmen konnte. Das Versuchsprogramm war das gleiche wie bei den Versuchen mit akustischen und punktförmigen taktilen Reizen (Abb. 21): In Reizkombinationsserien (a, b) reagierten die Tiere schwach oder gar nicht; bei "trockener" Darbietung der Attrappe, 5 min danach, richteten sie aber besonders anhaltend (b), sogar stärker als bei Normalreizung (c), wurden zusehends aktiver und versuchten, das Versuchsgefäß zu verlassen.

Die geringe Richtbereitschaft in den Reizkombinationsserien kann verschiedene Ursachen haben: Erdkröten jagen keine Beute im Wasser; im Gefäß mag zudem auch die Wasseraufnahme eine Aufmerksamkeitsverschiebung bewirkt haben. Vielleicht haben aber auch die großflächigen Berührungsreize des Wassers die allgemeine Reaktionsbereitschaft gehemmt. Auch KUCZKA (1956) konnte nachweisen, daß die Wischbereitschaft für Borstenreize, die mit großflächigen Berührungsreizen "interferierten", stark vermindert war. Nach BIRUKOW (1952) wirken großflächige Berührungsreize auf Frösche insofern "beruhigend", als sie die Bereitschaft zu Lagekorrekturen vermindern. In den gleichen Zusammenhang gehört auch die Thigmotaxis der Anuren. Eine durch großflächige Berührungsreize bedingte "zentrale Desensibilisierung" (KUCZKA 1956) mag daher auch die Richtaktivität betreffen. Fallen die Flächenreize fort, so kann sich

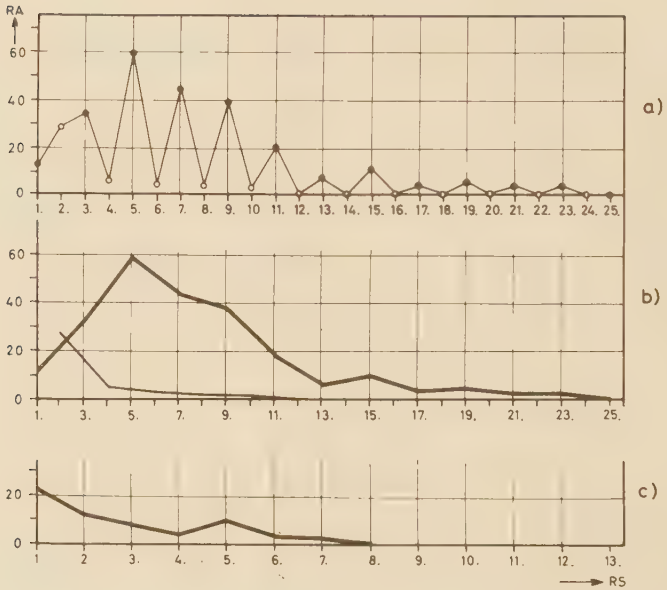


Abb.: 21

a,b: Einfluß großflächiger Berührungsreize (Wasser) auf die Richtbereitschaft eines Tieres in einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min). Reizserien (RS, Abszisse) mit Berührungsreizen (● bzw. ———) und Reizserien ohne Begleitreize (○ bzw. - - -).

c: Abnahme der Richtbereitschaft in einer Reizserienfolge desselben Tieres bei Normalreizung.

die allgemeine Aktivität des Tieres anschließend erhöhen; dies gilt sowohl für die Lokomotion als auch für den Beutefang.

2 VERSUCHE MIT OPERIERTEN TIEREN

2.1 Der Einfluß peripherer Sinnesorgane

Bekanntlich senden die Sinnesorgane reizunabhängige Dauererregungen (Ruheafferenzen) aus, die dem ZNS zufließen und es "aufladen" können. Bei Amphibien wies BIRUKOW (1952) nach, daß die Lagereaktionen bei normalen Grasfröschen so gut wie unermüdbar sind. Erst nach Blendung oder partieller Desafferentierung stellte sich r e a k t i o n s s p e z i f i s c h e Ermüdung ein. Ähnliches zeigte sich bei der zentralen Kompensation als Folge einseitiger Entstatung (KOLB 1955, BUTZ-KUENZER 1957, JAHN 1960). In den folgenden Versuchen prüfte ich, ob die Ruheafferenzen der Sinnesorgane auch die Ermüdbarkeit der Richtbewegung beeinflussen können.

2.11 Einseitige Durchtrennung des Sehnerve

In leichter Äthernarkose wurde zwischen beiden Augen ein dorsaler Kopfhautlappen seitlich zurückgeklappt. Anschließend durchtrennte ich mit einem Rasiermesser die mediane Verwachsungsnaht der Frontoparietalia. Kurz hinter der Augenlinie und senkrecht zu ihr führte ich mit einem Skalpell vorsichtig einen zweiten Schnitt; dabei mußte darauf geachtet werden, daß die darunterliegenden Hirnpartien geschont blieben. Nachdem beide Schädelknochenhälften zurückgeklappt waren, konnte der Sehnerv eines Auges ohne Blutung mit einem feinen Starmesserchen durchtrennt werden. Das Schädeldach wurde danach verschlossen und die Kopfhaut wieder nach vorn geklappt.

Einäugige Erdkröten unterscheiden sich ihrem a l l g e m e i n e n Verhalten nach nicht wesentlich von Normaltieren. Das Fluchtverhalten wird allerdings auf der Seite des sehenden Auges stark reduziert. Der Beutefang auf lebende Mehlwürmer gestaltet sich in der von SCHNEIDER (1954) beschriebenen Weise: Beim Fixieren der Beute wird der Kopf nach der gesunden Seite leicht gesenkt. Beim Zuschnappen verfehlen die Tiere häufig das Ziel; vermutlich wird die Raumwahrnehmung durch das einäugige Sehen erschwert.

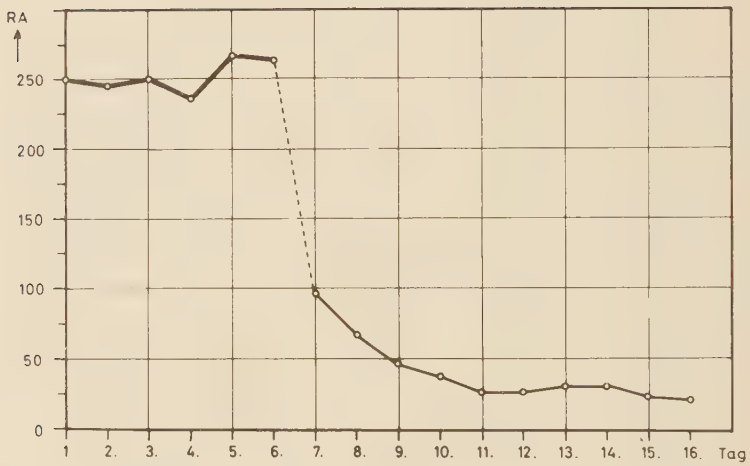


Abb.: 22

Mittlere Reaktionsanzahlen (Ordinate) einer Reizserie an aufeinanderfolgenden Tagen (Abszisse) beidäugig (O—O) und nach einseitiger Durchtrennung des Sehnervs (O—O).

2.111 Successive Reizserien auf dem gesunden Auge in Tagesabständen

Es wurden 5 Erdkröten ausgewählt, die etwa gleiche Reaktionsbereitschaft zeigten, und zunächst zur Kontrolle an 6 aufeinanderfolgenden Tagen mit je einer Reizserie ermüdet. Die Reaktionsanzahlen blieben von Tag zu Tag etwa gleich (Abb. 22); die Erholungspause von 24 Stunden war also ausreichend. Im Anschluß an die 6. Reizserie blendete ich diese und prüfte sie 24 Std. danach zum ersten Male. Schon die Änderung der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizserie unterschied sich auffällig von den Normalreaktionen: Auf eine kurze Anlaufphase folgte eine kurze Maximalphase, in der die einzelnen Richtbewegungen in rascher Folge auftraten; diese brach jedoch bei fast allen Tieren abrupt ab. Die Ermüdungsphase fehlte dementsprechend ganz, oder es erschienen in längeren, nahezu gleichen Zeitabständen jeweils eine bis zwei Antworten auf die Attrappe. Daher waren auch die Reaktionsanzahlen, verglichen mit intakten Tieren (Abb. 22, 1. bis 6. Tag), durchschnittlich um etwa 60% niedriger. Auch an den folgenden Tagen sank die Richtbereitschaft weiter ab und blieb schließlich auf konstanter Höhe. Bei einäugigen Erdkröten reicht demnach eine Zeitspanne von 24 Std. zur vollständigen Erholung nicht mehr aus.

Ein Wiederansteigen der Reaktion nach längerer Zeit, wie es von BIRUKOW (1952) und BUTZ-KUENZER (1957) bei den Kompensationsbewegungen beidseitig geblendeter Frösche beschrieben wurde, konnte ich in dieser Zeitspanne nicht beobachten.

2.112 Successive Reizserien auf dem gesunden Auge in 5-Minuten-Abständen

Um die Abnahme der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer "schnellen" Reizserienfolge mit Reizserienabstand von 5 min zu prüfen, blendete ich wieder 5 Tiere, die zuvor in einer Reizserie etwa 100 Richtbewegungen ausgeführt hatten. Auch hier sanken die Reaktionsanzahlen in der ersten postoperativen Reizserie um etwa 60%. Innerhalb der Reizserienfolge zeigte sich gegenüber den Normaltieren ein deutlicher Unterschied (Abb. 23): Die Reaktionsbereitschaft sank steil und nahezu rein exponentiell ab. Schon nach der 6. bis 7. Reizserie blieben die Tiere reaktionslos. Ein "Pendeln" der Reaktionsanzahlen konnte hier nicht beobachtet werden. In anderen Versuchen zeigte sich, daß nach Ermüden der Richtbereitschaft für die eine Retinapartie die andere "mitermüdet" war; die Tiere ermüdeten jetzt nahezu r e a k t i o n s s p e z i f i s c h .

Nach diesen Befunden könnten die retinalen Dauerafferenzen beim intakten Tier die Antwortbereitschaft allgemein aktiviert haben.

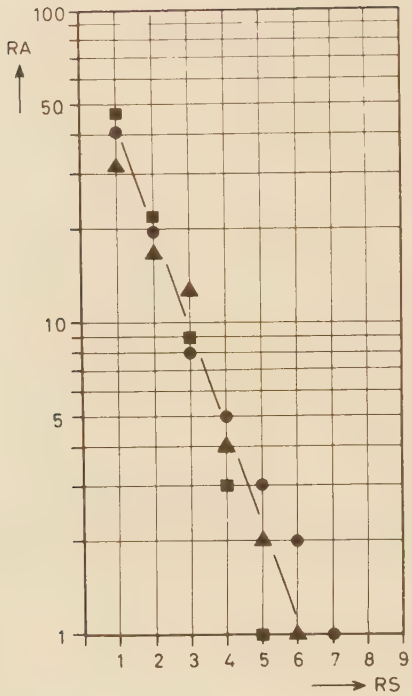


Abb.: 23

Abnahme der Reaktionsbereitschaft von drei verschiedenen Tieren innerhalb einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min) nach einseitiger Durchtrennung des Sehnervs.

Doch kann man die starke Abnahme und das schnelle Ermüden der Richtbereitschaft kaum a l l e i n auf den Ausfall der Dauerafferenzen eines Auges zurückführen (vgl. auch BIRUKOW 1952). Wahrscheinlich spielt auch die verminderte "optische Wachsamkeit" mit (vgl. EIKMANNS 1955); der neuromotorische Apparat des binokularen Sehens muß sich erst auf das einäugige Sehen umstellen.

In dieser Weise reagierten einäugige Kröten jedoch nur dann, wenn man den Sehnerven von der Schädelhöhle ausgehend durchtrennte. Dabei mußte darauf geachtet werden, daß beide Nervenstümpfe auch nach der Operation voneinander getrennt blieben. Weiterhin mußte die Schädelhöhle dicht verschlossen werden, denn auch der zum Chiasma führende Opticusstumpf ist nach RODEWALD (1935) lichtempfindlich.

Bei weiteren 5 Tieren wurde der Sehnerv vom Gaumendach aus durchtrennt. Anders als nach der "Schädelhöhlenoperation" reagierten die Tiere fast alle überoptimal. Die Reaktionsanzahlen lagen weit höher als bei vergleichbar reaktionsbereiten Normaltieren, und die Ermüdung wurde stark gehemmt; selbst in der 25. Reizserie (bei successiven Reizserien in 5-Minuten-Abständen) konnten noch 10 Richtbewegungen ausgelöst werden. Durchschnitt ich jedoch den Sehnerv bei denselben Tieren zum zweiten Male, diesmal von der Schädelhöhle aus, so nahm die Richtaktivität stark ab, und die Tiere verhielten sich wie oben beschrieben. Man könnte folglich annehmen, daß der anfängliche abnorme Anstieg der Richtbereitschaft auf eine inadäquate, vom Opticusstumpf ausgehende, postoperative Reizung zurückzuführen ist, wobei möglicherweise das "stoffliche Milieu" (Wasserstoffionenkonzentration ?), in dem sich der Opticusstumpf befindet, eine Rolle spielt (vgl. auch RODEWALD 1935).

2.12 Partielle Desensibilisierung

Partielle Desensibilisierungen lassen sich durchführen, indem man entweder die dorsalen Wurzeln XIII - X bzw. die entsprechenden gemischten Spinalnerven durchschneidet, oder indem man die Haut oberflächig mit Cocain vertaubt (BIRUKOW 1952). Da mir Cocain nicht zur Verfügung stand, und eine entsprechende Nervendurchtrennung infolge operativer Allgemeinschädigung die Richtbewegungen behindert hätte, verwendete ich eine 1%-ige Novocainlösung. Um eine Kröte zu desensibilisieren injizierte ich insgesamt 1 ccm 1%-ige Novocainlösung zu etwa gleichen Teilen dorsal und ventral in die Lymphsäcke. Eine höhere oder stärkere Dosis erwies sich für meine Versuche als unvorteilhaft, zumal die Tiere anschließend in einen schlafartigen Zustand verfielen. Um eine möglichst einheitliche Novocaineinwirkung zu erzielen, verwendete ich ausschließlich gleichgroße ♀♀ Individuen.

Schon wenige Minuten im Anschluß an die Novocaininjektion zeigten sich die ersten Ausfallserscheinungen: Der Körpertonus war merk-

lich gesunken. Nur beim Richten nach einem Mehlwurm und beim Fixieren gewann das Tier wieder für kurze Zeit seine normale Körperhaltung; durch die optischen Reize konnte der Tonus vermutlich wieder kurzfristig normalisiert werden. Spontane Bewegungen führten die Tiere nicht aus. Nach taktiler Reizung blieben sie reaktionslos. Setzte man jedoch einen stärkeren Reiz an der Hinterzehe (kräftiges Kneifen), so richtete sich das Tier langsam auf und begann etwa 1 bis 2 Meter weit zu laufen, ohne dabei das von den Normaltieren her bekannte "Schrittchenschema"[2] einzuhalten. Mit den Vorderextremitäten führte die Kröte während des Laufens "kraulartige" Bewegungen aus, indem sie mit beiden weit nach den Seiten ausholte. Die Hinterextremitäten traten dabei etwas zu weit nach hinten, so daß sie vom Boden abglitten und ins Leere stießen. Schließlich blieb das Tier stehen, und der Tonus begann wieder langsam zu sinken. Erst nach kräftiger Reizung ließ sich dieser Vorgang wiederholen. Stellte man dem Tier ein Hindernis in den Weg, so konnte es nicht mehr schnell genug umgangen werden; ebenso lief das Tier auch über die Tischkante. Bei diesen Fehlleistungen spielten vermutlich die mangelnden Reafferenzen der Tast- und Propriozeptoren eine Rolle.

2.121 Successive Reizserien auf einem Auge in Tagesabständen

Zunächst wurden 5 Tiere gleicher Richtaktivität ausgewählt und an 4 aufeinanderfolgenden Tagen mit je einer Reizserie ermüdet (Abb. 24a): Die Reaktionsanzahlen zeigten nur geringfügige Abweichungen. An den folgenden 4 Tagen führte ich mit denselben Tieren jeweils 30 min im Anschluß an die Novocaininjektion eine Reizserie durch (Injektionstage). Die Tiere reagierten ausgesprochen träge und stereotyp; Anlaufphase, Maximalphase und Ermüdungsphase ließen sich nicht mehr unterscheiden; vereinzelte, "schwerfällige" Richtbewegungen reihten sich zeitlich ungleichförmig hintereinander. Die Tiere schienen unaufmerksam und unbeteiligt. Sie ermüdeten z.T. schon nach 10 Richtbewegungen; am 4. Injektionstag reagierten sie auf die Attrappe durchschnittlich nur noch viermal. Vom 9. bis 12. Versuchstag wurden dieselben Kröten unbehandelt getestet. Die Reaktionsanzahlen stiegen jetzt stark an, erreichten jedoch das Ausgangsniveau nicht mehr ganz.

Unspezifische pharmakologische Nachwirkungen spielten wahrscheinlich keine große Rolle, denn das Novocain wird von der Kröte relativ schnell abgebaut. Dies zeigte sich, als ich bei einer

---

2) An Normaltieren habe ich nie beobachten können, daß sie, selbst in erregtem Zustand, eine Strecke von einem Meter auf einmal laufen; vielmehr machen sie durchschnittlich 3 bis 4 Schritte, wischen sich flüchtig über Auge und Maul - ohne jedoch die Körperstellen dabei zu berühren (vgl. auch HEUSSER 1960) - warten einige Sekunden, machen wieder 3 bis 4 Schritte, wischen und warten wieder und so fort. Die Anzahl der Schritte und die Dauer der Wartezeiten sind dabei bemerkenswert konstant.

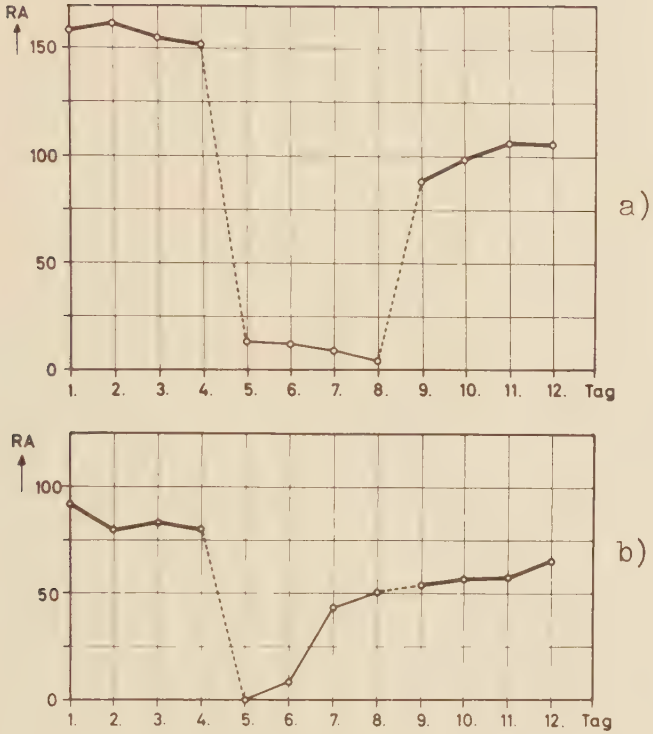


Abb.: 24

a: Mittlere Reaktionsanzahlen einer Reizserie (Ordinate) an aufeinanderfolgenden Tagen (Abszisse) normal (O—O), 30 min nach der Novocaininjektion (O—O) und erneut wieder normal (O—O).

b: Reaktionsanzahlen einer täglichen Reizserie bei einem Tier. 1.-4. Tag: normal (O—O), 5.Tag: 5 min, 6.Tag: 30 min, 7.Tag: 2 Std. und 8.Tag: 5 Std. nach der Novocaininjektion (O—O); 9.- 12.Tag wieder normal (O—O).

anderen Kröte die Zeitspanne zwischen der Injektion und dem Versuchsbeginn variierte. Sie betrug am 1. Injektionstag 5 min, am 2. 30 min, am 3. 2 Std. und am 4. 5 Std. Wie Abb. 24b zeigt, waren die Reaktionsanzahlen umso höher, je länger die Pause währte.

In anderen Versuchen zeigte sich, daß nach Ermüdung der Richtbereitschaft für das eine Auge, das andere "mitermüdet" war. Die Tiere ermüdeten also nicht mehr streng o r t s s p e z i f i s c h, sondern nahezu r e a k t i o n s s p e z i f i s c h.

2.122 Successive Reizserien auf einem Auge in 10-Minutenabständen

In der 1. Reizserie reizte ich zunächst unbehandelte Tiere bis zur Reaktionslosigkeit. In der 10-Minuten-Pause wurde die Novocaininjektion vorgenommen und danach wieder die Reaktionsbereitschaft geprüft. Die Tiere führten nur wenige Richtbewegungen aus. In der 3. Reizserie wirkte das Novocain offenbar maximal. Mit dem Nachlassen seiner Wirkung stieg aber die Reaktionsbereitschaft im weiteren Verlauf der Reizserienfolge wieder stark an; im gleichen Maße nahm auch der Körpertonus zu. Von der 7. Reizserie an ermüdeten die Tiere wieder annähernd normal; die Reaktionsbereitschaft pendelte langsam aus (Abb. 25).

Manche Tiere wurden im Anschluß an die Novocainwirkung derart lebhaft, daß sie in einen "Konflikt" zwischen Beutefang und Lokomotion gerieten. Dabei siegte dann häufig der Bewegungsdrang, und der Versuch mußte abgebrochen werden. Hier "entlud" sich offenbar die aufgestaute lokomotorische Aktivität ähnlich wie nach der Hemmung durch großflächige Berührungsreize (vgl. oben S. 24).

2.2 Der Einfluß des Zentralnervensystems

Aus den bisherigen Versuchsergebnissen kann man folgern, daß die Ermüdung kein rein "passiver" Vorgang ist, analog dem "Auspumpen" eines Erregungsreservoirs (vgl. LORENZ 1937, PRECHT 1952, HECHT und LINDBERG 1959 u.a.). Vielmehr handelt es sich um ein dynamisches Geschehen, an dem sich periphere Sinnesorgane und zentrale Instanzen a k t i v beteiligen; die Physiologie dieser Prozesse ist noch wenig aufgeklärt. Erste Hinweise auf funktionelle Zusammenhänge ergeben sich aber z.B. schon darin, daß man "langsame" und "schnelle" Ermüdungs- bzw. Erholungsprozesse unterscheiden kann (vgl. auch EIKMANNS 1955, KUCZKA 1956, HINDE 1954). Das "Auspendeln" der Reaktionsbereitschaft, das zudem für beide Augen, wie oben S. 17 erörtert, g l e i c h s i n n i g erfolgt, ist ebenso

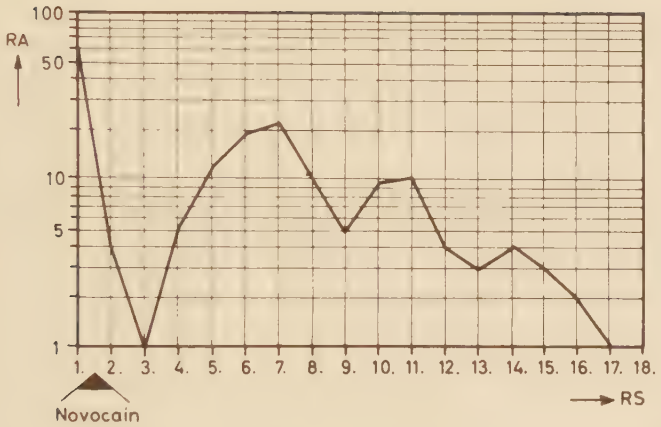


Abb.: 25

Änderung der Richtbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 1o min) nach einmaliger Novocaininjektion (in der Pause nach der 1.Reizserie). Abszisse: Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (RA).

wie die Aufmerksamkeitsverschiebungen ein Indiz für ein Wechselspiel zwischen zentralen und peripheren Vorgängen. In den folgenden Versuchen wurden daher Hirnausschaltungen durchgeführt mit dem Ziel, erste Einblicke in das zentrale "Wirkungsgefüge" (v.HOLST u. St.PAUL 1960) zu erhalten.

Unsere Kenntnis über die Vorderhirnfunktionen bei Amphibien ist noch sehr gering. Die bisherigen Versuche sind ausschließlich an Fröschen durchgeführt worden. Die Ergebnisse beziehen sich hauptsächlich auf die Optomotorik, auf die Untersuchung bedingter Reflexe und auf rein qualitative Verhaltensbeschreibungen. Im Funktionskreis des Beutefangs liegen noch keine quantitativen Versuchsergebnisse vor. In der Literatur stehen sich zwei verschiedene Auffassungen gegenüber: SCHRADER (1887) und JOHANNES (1930) sind der Ansicht, daß das Vorderhirn keinen sichtbaren Einfluß auf das Verhalten der Frösche ausübt. Der Zwischenhirnfrosch soll sich hierin in keinerlei Weise von dem Normaltier unterscheiden. GOLTZ (1869) und DIEBSCHLAG (1935) sprechen dagegen vorderhirnlosen Fröschen jegliche Spontaneität ab. Der Zwischenhirnfrosch soll stundenlang an einer Stelle verharren können, ohne sich zu bewegen. Dunkle Unterschlupfe werden nicht aufgesucht, und die Tiere können nur durch heftige Reizung zur Bewegung veranlaßt werden. Die optomotorischen Reaktionen sollen nach BLANKENAGEL (1931) ausfallen, nach DIEBSCHLAG (1935) und BIRUKOW (1937) jedoch erhalten bleiben. Im Funktionskreis des Beutefangs versagen die operierten Tiere nach DIEBSCHLAG und BLANKENAGEL; lebende Mehlwürmer werden nicht mehr beachtet. Man nimmt daher an (vgl. v. BUDDENBROCK 1937), daß die Basalganglien für die Spontaneität (DIEBSCHLAG 1935) und für den Beutefang verantwortlich sind. Erst nachdem diese durch die optischen Zentren des Mittelhirns erregt worden sind, kann der "komplizierte Akt des Zuschnappens" ausgeführt werden. Beim Zwischenhirntier hätte damit das Sehvermögen selber nicht gelitten.

SCHRADER führt diese Ausfallserscheinungen auf Verletzung des Zwischenhirns zurück; DIEBSCHLAG hält den Befunden SCHRADERS ebenfalls mangelnde Operationstechnik entgegen, wonach offenbar noch ein Rest der Basalganglien stehengeblieben sein sollte.

Auch die Leistungen von Zwischenhirn und Mittelhirn sind bei Amphibien noch wenig geklärt. Es wird angenommen (vgl. v.BUDDENBROCK 1937), daß im Zwischenhirn eine Integration zahlreicher Sinneseindrücke stattfindet, die beim Normaltier zu den motorischen Effekten führt. Nach DERMAN und MONNIER (1946) sollen pupilläre und retinale Helligkeitsanpassung des Froschauges durch Zwischenhirnläsionen beeinträchtigt werden. Eine Abtragung des Zwischenhirns hat nach SCHRADER (1887), MERZBACHER (1902) und JOHANNES (1930) eine weitgehende Bewegungslosigkeit zur Folge. Beim Mittelhirnfrosch soll nach SCHRADER (1887) vor allem die Hautsensibilität leiden. JOHANNES (1930), der seinen Fröschen lediglich den sensiblen Thalamus entfernt hatte, stellte dagegen eine erhöhte Reflexerregbarkeit der Haut fest.

ılich wie der dorsale Thalamus ist auch das Tectum opticum ein Korrelationsgebiet für verschiedene Sinneseindrücke (vgl. v. BUDDENBROCK 1937). Nach Ausschaltung des Mittelhirns kommt es zu Störungen der Gleichgewichtslage und der Körperhaltung. Da die Sehnerven nach ihrer totalen Kreuzung im Tectum opticum enden, führt eine teilweise Ausschaltung zu partieller Blindheit.

2.21 Exstirpationen im Bereich des Vorderhirnes

Die Durchführung der Gehirnoperationen setzte eine genaue Kenntnis der i n n e r e n und ä u ß e r e n Architektonik des Erdkrötengehirns voraus. Wichtig in diesem Zusammenhang waren vor allem die Lage der Basalganglien, der Area praeoptica und der Nervi optici. Ihre Topographie studierte ich anhand von Längs- und Querschnitten sowie an maßstabgetreuen Dorsal-, Ventral- und Lateralansichten des ä u ß e r e n Gehirnkomplexes. Aus einer Querschnittserie wählte ich in konstanten Abständen jeweils einen Querschnitt aus und zeichnete ihn vergrößert auf Glasplatten. Indem diese Querschnitte in ihrer Reihenfolge gleichabständig, senkrecht hintereinandergestellt wurden, gewann ich einen räumlichen Eindruck der i n n e r e n Gehirnarchitektonik. Weiterhin erwies es sich für die Durchführung der Operationen als notwendig, die natürliche Lage des Gehirns im Schädel zu untersuchen (vgl. Abb. 26).

Operationstechnik: In leichter Äthernarkose wurde die Schädelhöhle, wie oben S. 25 beschrieben, geöffnet. Nach dem Entfernen der Dura durchtrennte ich die Nervi olfactorii und hob das Vorderhirn mit einer Pinzette am Lobus olfactorius leicht an. Anschließend trennte ich beide Hemisphären nacheinander mit etwas schrägstehendem Starmesserchen entlang der Fissura vom Zwischenhirn ab. Die Sehnerven waren während dieser Operation gut zu sehen und konnten daher leicht geschont werden. Durch das Schräghalten der Starmesserklinge wurde dafür gesorgt, daß die ventral unter das Vorderhirn reichende Area praeoptica des Zwischenhirns unverletzt blieb. Die Operationen gelangen im allgemeinen ohne Blutung. Nachdem das Operationsfeld verschlossen war - hierfür genügte es, die Frontoparietalia in ihre ursprüngliche Lage zurückzuklappen und die Kopfhaut darüber zu legen - wurden die Tiere in Gläser gesetzt, die mit feuchtem Fließpapier ausgelegt waren.

Das Verhalten vorderhirnloser Erdkröten: Wenn man keinerlei gezielte Versuche durchführt, läßt sich das Verhalten der Z w i s c h e n h i r n t i e r e nur sehr schlecht beurteilen. Einige bewegen sich überhaupt nicht, andere sind dagegen sehr lebhaft und versuchen ununterbrochen, das Aufbewahrungsgefäß zu verlassen. Bringt man das Tier in eine Reizsituation, so zeigen sich deutliche Abweichungen vom Normalverhalten: Mehlwürmer, die normalerweise alle Teilglieder des Beutefangs ausgelöst hätten, werden jetzt nicht mehr beachtet; die Kröten versagen daher auch in der Appara-

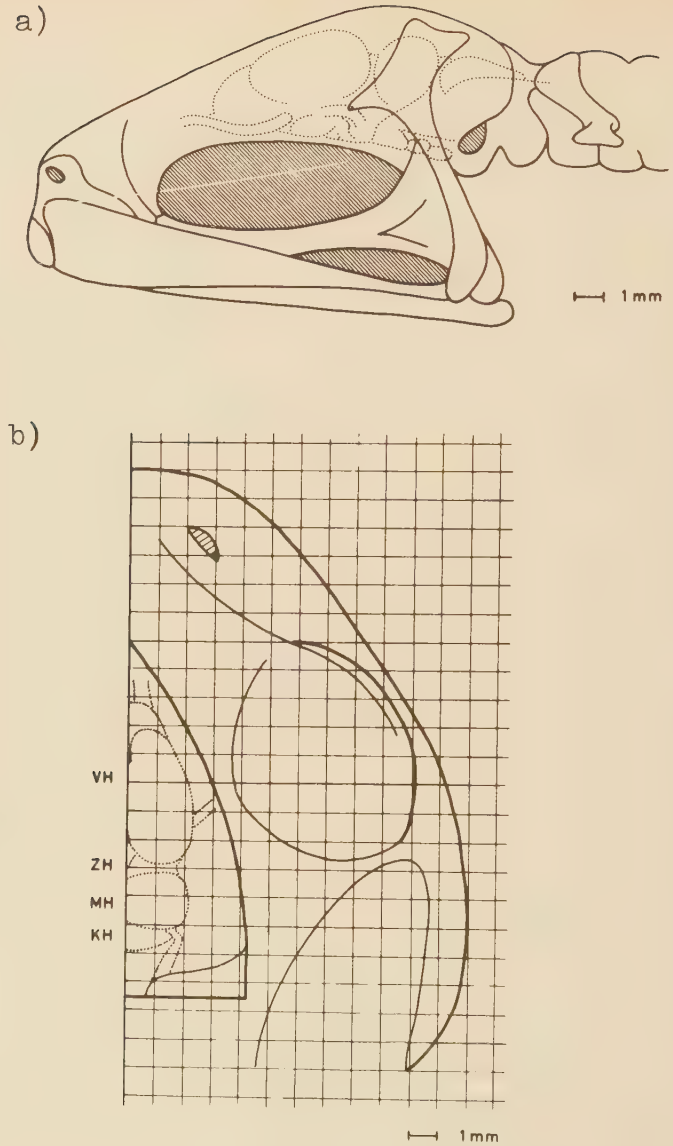


Abb.: 26

a: Naturgetreue Lage des Gehirnkomplexes im Erdkrötenschädel (Seitenansicht). b: Operationsbild nach Entfernung eines dorsalen Kopfhautlappens und der Frontoparietalia (Aufsicht). VH = Vorderhirn, ZH = Zwischenhirn, MH = Mittelhirn, KH = Kleinhirn.

tur. Dennoch hat das Sehvermögen selber nicht gelitten: Führt man nämlich über die Tiere einen Schatten hinweg, so ducken sie sich und ergreifen die Flucht. In einzelnen Fällen kann das Fluchtverhalten sogar intensiver als bei Normaltieren sein (Z w i s c h e n h i r n f r ö s c h e sollen sich nach DIEBSCHLAG (1935) gerade entgegengesetzt verhalten). Die Tiere laufen auch nicht gegen Hindernisse. Vor einer Tischkante machen sie halt, schauen in die Tiefe, kehren um und laufen an der Tischkante entlang weiter. Die Sehnerven waren also mit Sicherheit nicht beschädigt.

In dieser Weise reagierten alle Erdkröten (etwa 80 ♂♂ und ♀♀ Individuen) bis auf eine Ausnahme. Dieses Tier richtete und schnappte in v e r s t ä r k t e m Maße nach allen bewegten Gegenständen von beliebiger Größe; solche Reaktionen traten allerdings nur nach e i n e r S e i t e auf. Dieser Befund war auffallend; die "Enthemmung" konnte durch einen Operationsfehler (Beschädigung benachbarter Gehirnpartien) bedingt oder ein pathologischer Sonderfall sein. Darüber entschied der histologische Befund: Es lag ein Operationsfehler vor; die Area praeoptica war intakt, doch wiesen Zwischenhirn und Mittelhirn auf e i n e r S e i t e dorsale Läsionen auf, die vermutlich das abnorme Verhalten auf der gegenüberliegenden Seite verursacht hatten.

Wenn Erdkröten nach Verlust beider Vorderhirnhemisphären beim Beutefang versagen, nach Läsionen im dorsalen Stammhirngebiet aber umgekehrt "enthemmt" handeln, so kann man als Arbeitshypothese annehmen, daß es in ihrem ZNS Bezirke gibt, die den Beutefang aktivieren (Vorderhirn) und solche, die ihn hemmen (Stammhirn).

2.211 Ein vorläufiges Funktionsschema

Vor allem die zentralnervösen Antagonismen bei der Ermüdung (vgl. oben S.32) lassen es schon jetzt sinnvoll erscheinen, die bisherigen Ergebnisse in einem vorläufigen Arbeitsfunktionsschema darzustellen (Abb. 27): Die den Bewegungsreizen einer Retinapartie zugeordneten Erregungen werden über ein "niederes afferentes Zentrum" (NAZ) dem "Angeborenen Auslösemechanismus" (AAM) zugeleitet. Dieser entscheidet darüber, ob auf das gesehene Objekt mit Beutefang oder Flucht reagiert werden soll. Passen die Erregungen in den Funktionskreis des Beutefangs, so werden Befehle an die motorischen Zentren (MZ) abgegeben, die ihrerseits die Richtbewegung aktivieren. Die Erregbarkeit eines AAM ist jedoch bekanntlich keineswegs als konstant anzusehen; bei wiederholter Auslösung der Richtbewegung können seine afferenten Apparate (NAZ) blockiert werden, wodurch die Reaktionsbereitschaft für den betreffenden Schlüsselreiz absinkt. Dabei ermüdet die Reaktionsbereitschaft r e i z s p e z i f i s c h (EIKMANNS 1955, MENG 1958): Ändert man nämlich die Quantität oder die Qualität des optischen Reizes geringfügig, so können die zugeordneten reizspezifischen Erregungen offenbar über dasselbe "niedere afferente Zentrum" wieder wirksam werden.

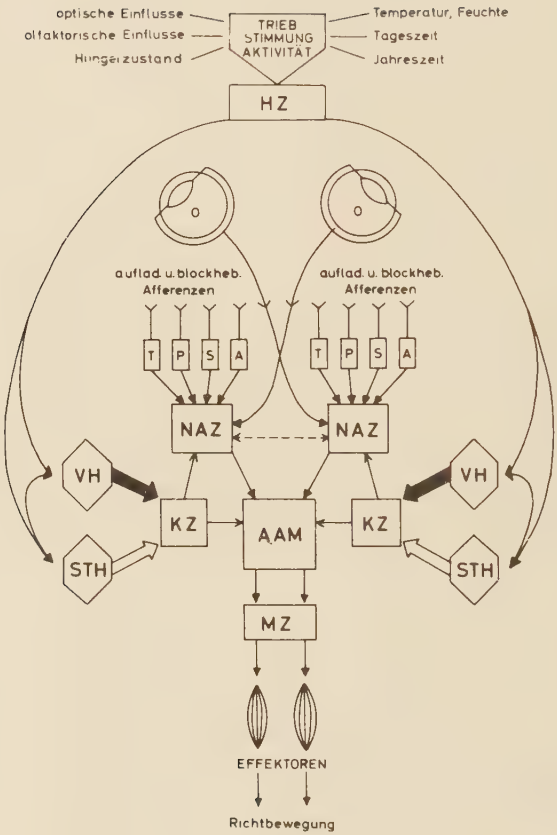


Abb.: 27

Vorläufiges "Arbeits-Funktionsschema" der taxisspezifischen Ermüdung. O = Auge, T = Tangorezeptoren, P = Propriozeptoren, S = statodynamische Rezeptoren, A = akustische Rezeptoren, NAZ = niederes afferentes Zentrum, AAM = Angeborener Auslösemechanismus, MZ = motorisches Zentrum, HZ = höheres Zentrum, VH = Vorderhirn, STH = Stammhirn, KZ = Korrelationszentrum. Weitere Erklärungen im Text.

Darüberhinaus ermüdet die Reaktionsbereitschaft auch o r t s - s p e z i f i s c h (EIKMANNS 1955): Durch Veränderung des Lokalzeichens der Attrappe (Reizung des anderen Auges oder Reizung einer anderen Retinapartie) kann derselbe Reiz vermutlich über ein anderes "niederafferentes Zentrum" erneut auslösen.

Der Block in einem "niederen afferenten Zentrum" kann jedoch auch gehoben werden. Daher steigt die Reaktionsbereitschaft nach einer "Erholungspause" wieder an (Z e i t f a k t o r). Unabhängig davon kann die reiz- und ortsspezifische Ermüdung entweder durch Reizung einer anderen Retinapartie oder auch eines anderen Rezeptors verzögert werden (b l o c k h e b e n d e Afferenzen). Reaktionshöhe und Ermüdungsform hängen auch von den Ruheafferenzen (a u f l a d e n d e Afferenzen) der Sinnesorgane ab; vermutlich spielt in diesem Zusammenhang auch die e n d o - g e n e Erregungsproduktion (BIRUKOW 1952) eine Rolle.

Die Blockierung eines "niederen afferenten Zentrums" wird offenbar auch durch zentralnervöse Faktoren beeinflußt. Dabei wirken vermutlich bestimmte Partien des Vorderhirns (VH) blockhebend, bestimmte Partien des Stammhirns (STH) blockfördernd. Beide Zentren wirken möglicherweise über ein Korrelationszentrum (KZ) und werden selber von einem höheren Zentrum (HZ) je nach Stimmung und Triebstärke aufeinander abgestimmt. Überwiegen die blockfördernden Einflüsse (nach totaler Vorderhirnexstirpation), so erlischt der Beutefang. Werden die blockfördernden Einflüsse beseitigt (nach einer Stammhirnläsion), resultiert überoptimale Reaktionsbereitschaft; das Beuteverhalten ist "enthemmt". Von dem höheren Zentrum (HZ) wird vielleicht auch das Durchlaßvermögen des "2. Filters" (AAM) geregelt, denn eine Reaktion auf übergroße Attrappen kann sowohl durch olfaktorische Einflüsse (vgl. oben S. 14) im Rahmen einer Selbstdressur als auch durch Stammhirnläsionen erzielt werden.

An dieses "Arbeitsschema" lassen sich folgende Erwartungen knüpfen: Die Richtbereitschaft sollte auf beiden Augen umso mehr sinken, je mehr Vorderhirnmaterial exstirpiert wird; bei halbseitiger Totalexstirpation müßte Reaktionslosigkeit auf dem kontralateralen Auge eintreten, auf dem ipsilateralen aber bestehen bleiben. Weiterhin bestünde die Hoffnung, die blockhebenden Instanzen im Vorderhirn näher zu lokalisieren, ebenso auch die blockfördernden im Bereich des Stammhirns. Hier müßte man annehmen, daß einseitige Defekte nur auf dem kontralateralen Auge, beidseitige aber auf beiden "enthemmend" wirken würden.

Auch bei diesen Versuchen mußte zuvor die normale Richtaktivität der Versuchstiere an Tagen vor der Operation bekannt sein; nur solche Tiere wurden in das Versuchsprogramm aufgenommen, die in einer Reizserie etwa 100 Richtbewegungen ausführten. Der quantitative p o s t o p e r a t i v e R e a k t i o n s t e s t bestand in allen Fällen aus einer Reizserienfolge mit Reizserienabstand von 5 min bei je 10 verschiedenen Tieren pro Operationstyp; er wurde stets 24 Std. nach dem Erwachen aus der Äthernarkose durchgeführt.

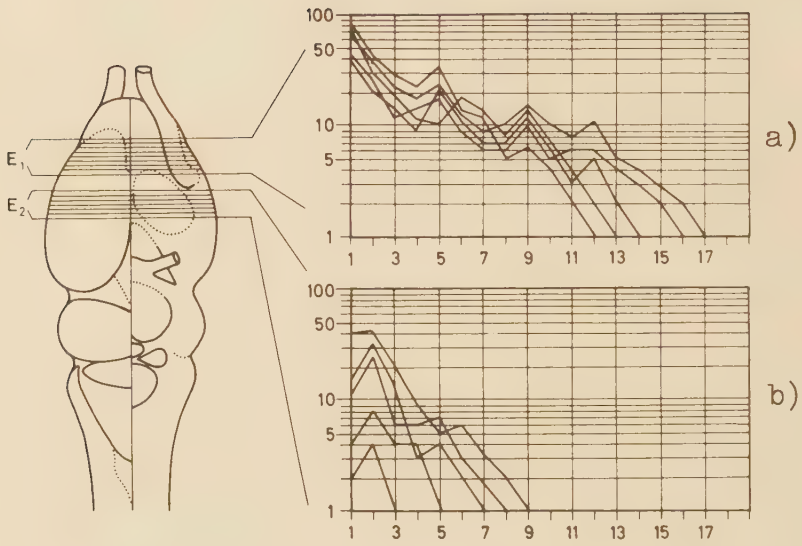


Abb.: 28

Abnahme der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min) bei je 5 verschiedenen Tieren nach partieller Vorderhirnexstirpation-E_1 vor den Basalganglien (a) und nach partieller Vorderhirnexstirpation-E_2 in der Region der Basalganglien (b).Abszisse: Reizserien, Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen.

2.212 Exstirpation-(E_1) beider Hemisphären vor den Basalganglien

Mit einer feinen, senkrecht gehaltenen Schere trennte ich beide Hemisphären kurz hinter dem Lobus olfactorius quer durch, so daß die Basalganglien verschont blieben.

Im Test danach lagen die Reaktionsanzahlen aller 10 untersuchten Erdkröten im allgemeinen nur etwas tiefer als vor der Operation (Abb. 28a). Das Ermüdungsgefälle und die Ermüdungsform innerhalb der Reizserienfolge blieben jedoch gleich. Die Frequenz der Zwischenmaxima stimmte bei den einzelnen Tieren gut überein.

2.213 Exstirpation-(E_2) beider Hemisphären in der Region der Basalganglien

Die Operationstechnik war die gleiche wie bei der Exstirpation (E_1). Die Querschnittsebene wurde hier lediglich etwas in Richtung auf das Zwischenhirn verschoben. Anhand der Topographie ließen sich die ventralen Gehirnpartien (Area praeoptica, Basalganglien) theoretisch leicht auf den dorsalen Gehirnkomplex projizieren (vgl. Tafel I). Dies gestattete blindgelegte Schnittebenen bis kurz vor die Area praeoptica. Die Sehnerven wurden dabei in keinem Falle verletzt.

Das Verhalten der operierten Tiere war uneinheitlich: Manche reagierten völlig normal; andere wandten sich erst nach einer längeren Zeitspanne einem lebenden Mehlwurm zu, beugten sich dann langsam über ihn und fixierten; dabei schienen diese Tiere gleichsam zu "erstarren". Sie "ermüdeten" bereits während des Fixierens und wandten sich von der Beute wieder ab. Das Endglied der Beutefanghandlung, das Zuschnappen, unterblieb.

In Abb. 28b ist das Reaktionsspektrum für 5 typische Tiere wiedergegeben. Auch die Reaktionsstärke war bei den einzelnen Tieren sehr unterschiedlich. Doch zeigten sie a l l e in der zweiten Reizserie höhere Reaktionsanzahlen als in der ersten. Den Beginn jeder Reizserie leitete stets eine lange Anlaufphase ein. Im weiteren Verlauf der Reizserienfolge sank die Richtbereitschaft schnell, und es entstand z.T. nur noch ein schwach ausgeprägtes Zwischenmaximum.

Im Anschluß an die Reaktionstests präparierte ich das Gehirn eines jeden Tieres aus der Schädelhöhle heraus. Danach konnte dann jeweils das Ausmaß der Operation unter dem Binokular bestimmt werden. Als Maß hierfür diente die Strecke: Schnittkante - laterale Vorderhirn-Zwischenhirngrenze. Später wurde für jedes operierte Tier die Lage der Schnittebene in vervielfältigte, maßstabgetreue Gehirnschemata eingetragen. In Abb. 29 sind die Reaktionsanzahlen (Summe der Richtbewegungen innerhalb der ersten Reizserie und innerhalb der Reizserienfolge für E_1- und E_2-Tiere)

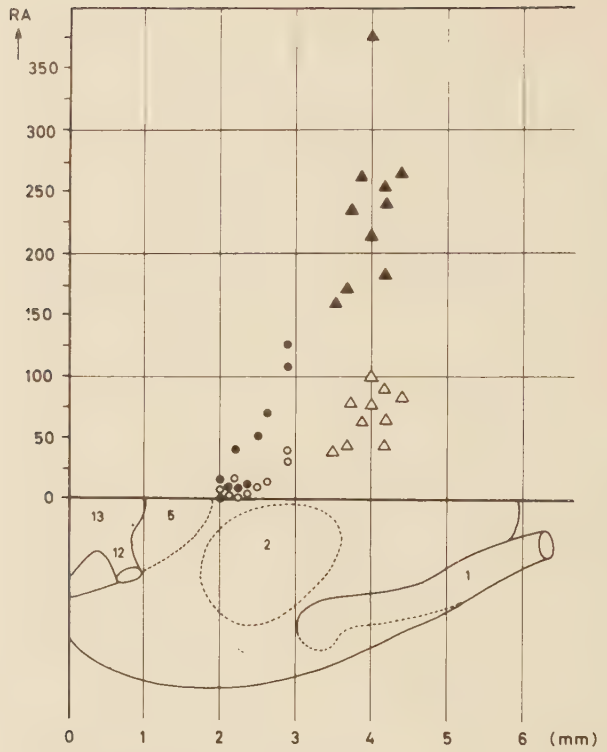


Abb.: 29

Abhängigkeit der Reaktionsstärke von der Masse beidseitig exstirpierten Vorderhirnmaterials bei 1o verschiedenen E_1 -Exstirpationen (Dreiecke) und nach 1o verschiedenen E_2 -Exstirpationen (Kreise). Abszisse: Gehirnquerschnittsebenen, Ordinate: Reaktionsanzahlen innerhalb der 1. Reizserie (ungefüllte Symbole) und Summe der Reaktionsanzahlen innerhalb einer Reizserienfolge mit Reizserienabstand von 5 min (gefüllte Symbole). 1 = N. olfactorius, 2 = Pars infundibularis der Vorderhirnhemisphäre, 5 = Area praeoptica, 12 = N. opticus, 13 = Chiasma opticum. Der funktionell wichtige Abschnitt der Basalganglien wird in seiner Längserstreckung etwa durch die Kontur der Pars infundibularis angegeben.

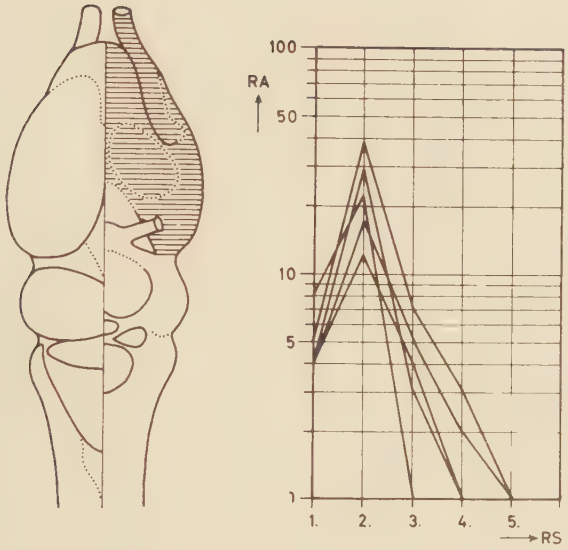


Abb.: 30

Abnahme der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge mit Reizserienabstand = 5 min bei 5 verschiedenen Tieren nach einseitiger Vorderhirnexstirpation- E_3. Abszisse: Reizserien (RS), Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen (RA).

den einzelnen Schnittebenen zugeordnet. Obwohl die Werte streuen, wird doch deutlich, daß die Richtaktivität mit der Masse des abgetragenen Vorderhirnmaterials abnimmt. Wahrscheinlich beeinflussen die Basalganglien die Richtbereitschaft, so wie es BLANKENAGEL (1931) und DIEBSCHLAG (1935) ebenfalls vermuteten.

2.214 Exstirpation-(E_3) einer Hemisphäre

Die e i n e Hemisphäre wurde von der anderen entlang der Fissura sagittalis abgetrennt. Dabei mußte man darauf achten, daß die basal darunter liegende Area praeoptica geschont blieb (vgl. auch Tafel I).

Der Beutefang dieser Tiere verlief ähnlich wie bei einseitig geblendeten Erdkröten (vgl. oben S. 25). Das Fluchtverhalten erschien jedoch stärker ausgeprägt.

Die Versuche führte ich in zwei Gruppen zu je 10 Tieren durch. In der 1. Gruppe prüfte ich die Reaktionsbereitschaft auf der v o r d e r h i r n l o s e n Seite (Abb. 30): Die Ermüdungskurven sind alle sehr ähnlich; ebenso wie nach der Exstirpation-(E_2) reagierten auch diese Tiere in der zweiten Reizserie wesentlich häufiger als in der ersten; der "warming-up"-Effekt war hier jedoch viel stärker. Im Anschluß an die 2. Reizserie fiel aber die Reaktionsbereitschaft steil ab, und in der 4. bis 5. blieben die Tiere meist reaktionslos. Eine ♂♂ Erdkröte begann gegen Ende einer Reizserienfolge zu quieken. Im allgemeinen geben ♂♂ Erdkröten nur bei Berührung oder während der Laichzeit Laute von sich.

In der 2. Gruppe bot ich die Attrappe jeweils auf der "gesunden" Seite. Die Tiere blieben hier reaktionslos; sie verhielten sich jetzt genauso wie Tiere nach totaler Vorderhirnexstirpation. Zur Kontrolle prüfte ich die Reaktionsbereitschaft auf dem anderen Auge; jetzt stellten sich wieder die oben S. 35 beschriebenen Reaktionen ein (vgl. 1. Gruppe).

Somit dürfte die Rolle des Vorderhirns bei der Beutefanghandlung der Erdkröte geklärt sein; die Bahnen für die optisch ausgelöste Richtbewegung müssen nach dem totalen Chiasma über die Basalganglien verlaufen. Ihre Unterbrechung verhindert den Beutefang ebenso wie nach BLANKENAGEL (1931) auch die optomotorischen Reaktionen.

2.22 Defekte im Stammhirn

Nach vorsichtiger Entfernung der Dura setzte ich im Zwischenhirn Defekte im Bereich des dorsalen Thalamus und im Mittelhirn im Bereich des Tectum opticum. Hierzu stach ich ein- oder beidseitig mit einem spitzen Starmesserchen 2 bis 2,5 mm tief in die Gehirnsubstanz ein und schlitzte sie parallel zur Medianlinie 1,5 bis 2 mm lang auf.

2.221 Das Verhalten stammhirndefekter Erdkröten

Nach dem Erwachen aus der Narkose verhielten sich die Tiere völlig anormal; für sie schien es nur noch einen Funktionskreis zu geben, nämlich den des Beutefangs (Abb. 31): Sie richteten nach allen bewegten Gegenständen von beliebiger Größe (b), liefen meiner Hand nach und schnappten nach ihr (c). Ebenso verfolgten sie auch einen Artgenossen (d). Ohne Zweifel ist dieses Verhalten dem Beutefang zuzuordnen, denn die Tiere schnappten wiederholt. Meine Gestalt wurde von ihnen noch aus einer Entfernung von 3 bis 4 m beachtet; selbst auf diese Distanz schnappten sie noch. Wenn ich mich bewegte, folgten die Kröten mir. Auch durch Begleitreize wurde dieses Verhalten im allgemeinen nicht gestört. So schnappten und richteten die Tiere unvermindert stark, wenn meine Hand sie fest umschloß, so daß nur noch der Kopf frei blieb. Auch bei einer Passivverfrachtung wurden die scheinbar bewegten Gegenstände als Beuteobjekte behandelt. Mit der Zeit konnte sich dieses Verhalten bei einzelnen Tieren so weit steigern, daß sie auch bei jeder Bewegung ihre eigenen Hinterextremitäten beharrlich fixierten, nach ihnen schnappten und sich dabei ständig im Kreise drehten (a). Der Beutefang brauchte dabei durchaus nicht mehr in der typischen Weise abzulaufen; häufig reagierten die Tiere auch nur noch mit dem Endglied der Handlungskette und zuweilen wurde auch im "Leerlauf" geschnappt. Durchweg waren stammhirndefekte Erdkröten nicht nur völlig "enthemmt", sondern neigten auch zu Fehlleistungen, indem die Handlung nicht mehr auf ein bestimmtes Ziel bezogen war. Darüber hinaus zeigten die Tiere geradezu eine Vorliebe für übergroße "Beuteobjekte". Lebende Mehlwürmer erweckten zwar ihr Interesse; doch ließen sie sich durch einen größeren bewegten Gegenstand, z.B. einen Schuhkarton (der wohl normalerweise Flucht ausgelöst hätte), leicht ablenken (b). Ihr Verhalten war biologisch sinnlos, ja geradezu gefährlich: Operierte Tiere konnten offenbar nicht Beuteobjekte von Feinden oder Hindernissen unterscheiden; daher unterblieb die Flucht.

Nach e i n s e i t i g e r Läsion war das Beuteverhalten nur auf dem kontralateralen Auge enthemmt. Auf dem ipsilateralen schienen die Tiere sogar blind zu sein; hier ließ sich weder Beute- noch Fluchtverhalten auslösen. Den Kopf trugen diese Tiere stets etwas zur "gesunden" Seite geneigt; beim Beutefang und bei der Lokomotion bestand daher eine deutliche Drehtendenz zur "sehenden" Seite (vgl. auch oben S. 25).

Nach b e i d s e i t i g e r Läsion war dagegen das Beuteverhalten für beide Augen enthemmt. Wenn der Defekt auf beiden Seiten ungleich stark war, traten beim Beutefang auch hier Seitenbevorzugungen auf, die sich durch eine "Nachoperation" ausgleichen ließen; auch die Körperhaltung wurde dann wieder symmetrisch.

Je nach dem Umfang der Läsion ließ sich das Beuteverhalten auch selektiv für v e r s c h i e d e n e R e t i n a p a r t i e n eines Auges enthemmen. So richteten manche Tiere vorwiegend nach oben und unten, andere dagegen vorzugsweise nach den Seiten. Auch hier schienen die Tiere für Beuteobjekte außerhalb solcher Vorzugsrichtungen b l i n d zu sein. Bewegte man über

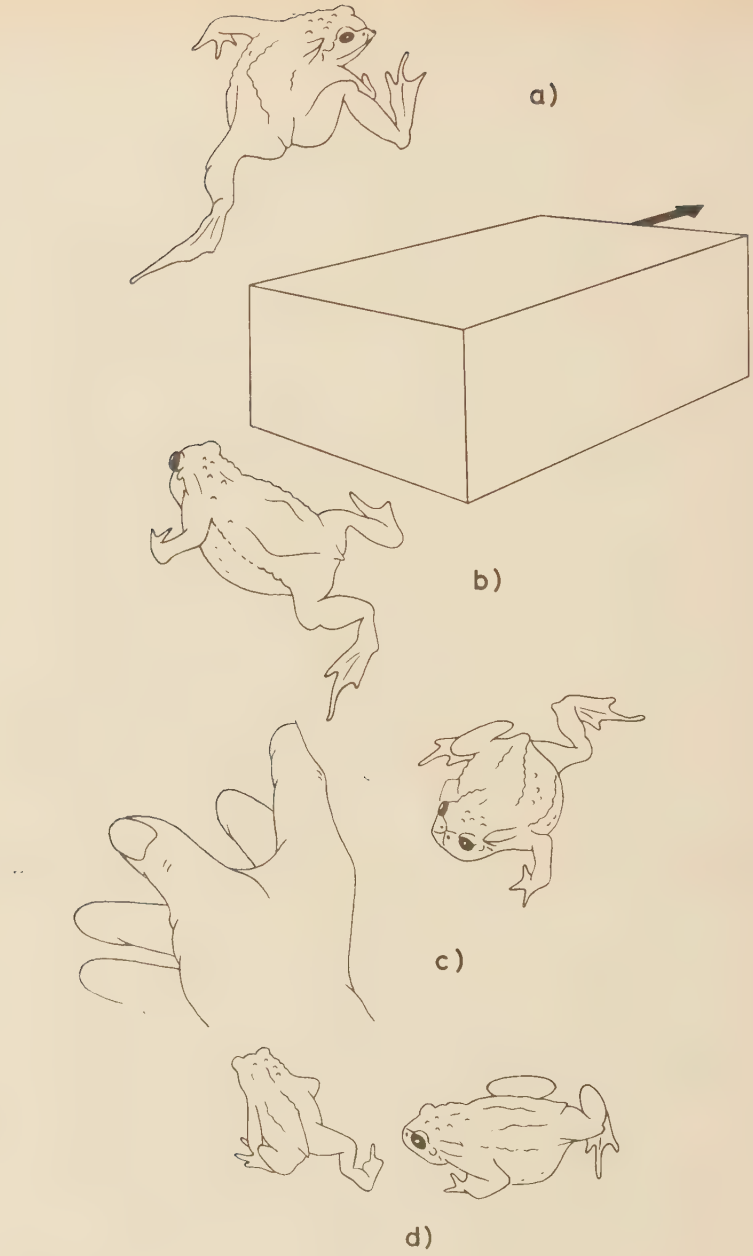


Abb.: 31

Verhaltensbilder einer stammhirndefekten Erdkröte (nach Filmaufnahmen gezeichnet). Erklärungen im Text.

den Tieren, die die Oben - Unten-Richtung bevorzugten, einen Gegenstand, so bäumten sie sich hoch auf und hoben dabei die Vorderfüße abwechselnd hoch, als ob sie die Beute ergreifen wollten. Entfernte man den Gegenstand wieder schnell aus dem Gesichtsfeld, so konnten die Tiere in dieser Stellung mehrere Minuten lang gleichsam "erstarrt" verharren (Abb. 32).

Nicht alle Tiere reagierten gleich stark. Vergrößerte man jedoch den Umfang des ersten Defektes in einer "Nachoperation", so ließ sich das Beuteverhalten oft im ganzen intensivieren.

Um zu erfahren, wie lange es dauert, bis die Enthemmung nach der Operation eintritt, führte ich folgenden Versuch durch: Die Schädelhöhle wurde zunächst in Äthernarkose geöffnet, danach jedoch sofort wieder verschlossen. Im Anschluß daran wurde das Tier gefesselt. Nachdem es aus der Narkose erwacht war, öffnete ich wieder die Schädelhöhle und setzte den Defekt einseitig jetzt am w a c h e n Tier; sofort danach befreite ich es von seinen Fesseln. Von diesem Zeitpunkt an konnten bei allen operierten Tieren nacheinander 5 verschiedene Verhaltensweisen unterschieden werden:

1. Das Tier bewegte sich zunächst hochbeinig, geradezu "stelzend" nach der b e s c h ä d i g t e n Seite im Kreise. Diese Bewegungen wurden immer heftiger; schließlich begann das Tier zu springen.

2. Etwa 20 sec nach der Operation sank der Kopf zu Boden und das Tier führte "Suchbewegungen" aus.

3. Nach weiteren 10 sec bäumte sich das Tier hoch auf und führte jetzt nach der u n v e r l e t z t e n Seite auf bewegte Gegenstände die ersten Richtbewegungen aus. Diese waren anfangs sehr verkrampft und stereotyp, häufig auch etwas verzögert; das Tier richtete erst dann, wenn der Gegenstand bereits aus dem Gesichtsfeld verschwunden war. Jede Richtbewegung begann zunächst mit einer l a n g s a m e n Phase; darauf folgte eine s c h n e l l e Phase der Kopfwendung. Anschließend ging der Kopf wieder l a n g s a m in seine Ausgangsstellung zurück (bei einseitig defekten Tieren war er je stets etwas zur "sehenden" Seite geneigt). Die Dynamik dieser Kopfwendungen erinnerte sehr an die schnelle und langsame Phase des Nystagmus (vgl. BIRUKOW 1937).

4. Im Laufe der nächsten Stunden wurden die Reaktionen zusehends stärker. Dabei gingen die langsamen und schnellen Phasen mehr und mehr ineinander über. Das enthemmte Beuteverhalten konnte mehrere Tage andauern. Zahlreiche Tiere reagierten in dieser Weise 10 Tage lang, andere dagegen nur 2 Tage.

5. Später normalisierte sich das Verhalten wieder, wahrscheinlich infolge von Regenerationsvorgängen, die jedoch nicht weiter untersucht wurden.

Abb.: 32

Beim "Beutefang" erstarrte stammhirndefekte Erdkröte. Erklärungen im Text.

Alle bisher beschriebenen Verhaltensweisen treffen im gleichen Umfang auch für Tiere zu, bei denen die Stammhirnläsion auf eine t o t a l e V o r d e r h i r n e x s t i r p a t i o n folgte.

2.222 Der Ermüdungsverlauf stammhirndefekter Erdkröten

Zugrunde liegen Operationsgruppen (Abb. 33) zu je 10 Tieren mit einseitigen und beidseitigen Stammhirndefekten vor der totalen Vorderhirnexstirpation (a und b) sowie danach (c und d). Z w i s c h e n den einzelnen Operationsgruppen ergaben sich überraschenderweise keine Verhaltensunterschiede. I n n e r h a l b jeder Operationsgruppe traten allerdings stets zwei verschiedene Reaktionsarten auf (Abb. 33).

Beim " R e a k t i o n s t y p 1" gab es zu Beginn der einzelnen Reizserien eine gut ausgeprägte Anlaufphase. Danach erschienen die Richtbewegungen immer schneller, von rhythmischen, kurzen Pausen unterbrochen. Die Tiere reagierten sehr ausdauernd, so daß es nicht immer leicht war, das Ende einer Reizserie exakt zu bestimmen. Innerhalb der Reizserienfolge sank die Reaktionsbereitschaft viel l a n g s a m e r als bei entsprechend reaktionsbereiten Normaltieren. Die Ermüdungskurven wiesen oft rhythmisch wiederkehrende Zwischenmaxima auf, deren Frequenz im Durchschnitt kleiner als bei den Normalkurven war. Nach der 25. Reizserie wurden die Versuche abgebrochen. Viele Kröten, die so reagierten, waren für quantitative Versuche ungeeignet, weil sie sich nach den ersten 100 Richtbewegungen ständig im Kreise drehten und nach ihren eigenen Extremitäten schnappten (vgl. oben S. 36). Bei manchen Tieren konnte ich feststellen, daß sie, anders als Normaltiere, bei kleineren Darbietungswinkeln schneller ermüden als bei großen.

Beim " R e a k t i o n s t y p 2 " reagierten die Tiere in der Apparatur ausgesprochen "schwerfällig". Anlaufphase, Maximalphase und Ermüdungsphase ließen sich nicht mehr voneinander trennen. Daher blieben die Reaktionsanzahlen niedrig. Die Reaktionsbereitschaft erlosch innerhalb der Reizserienfolge erheblich s c h n e l l e r als bei Normaltieren, Zwischenmaxima traten nicht auf. Nach der 5. bis 7. Reizserie blieben die Tiere im allgemeinen reaktionslos. Auf größere Attrappen antworteten sie zwar lebhafter, doch blieben Reaktionshöhe und Ermüdung etwa gleich.

In weiteren Versuchen ergab sich, daß die operierten Tiere noch o r t s - und r e i z s p e z i f i s c h ermüdeten. Das gleiche traf auch für stammhirndefekte Zwischenhirntiere zu. Daraus könnte man schließen, daß das Vorderhirn für das Formensehen entbehrlich ist[3]. Auch ein kurzfristiger Wechsel des Reizwinkels wirkte noch

3) Solche Versuche wurden allerdings nur mit unterschiedlich großen, rechteckigen Pappstreifen durchgeführt. Der Aussagewert wird dadurch eingeschränkt, daß mit größer werdender Attrappe n e u e Retinabereiche mitgereizt werden.

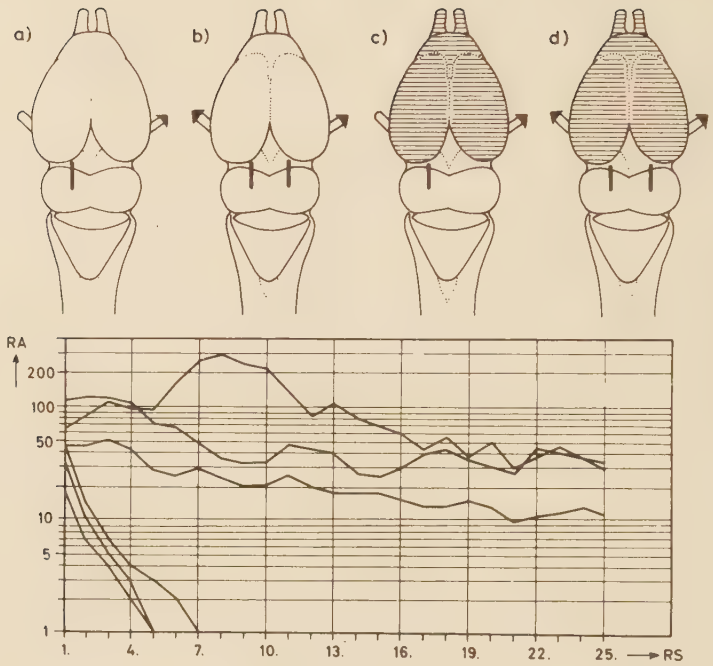


Abb.: 33

Langsame (Reaktionstyp- 1) und schnelle (Reaktionstyp- 2) Abnahme der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min) bei drei stammhirndefekten Erdkröten.

Gehirnschemata der 4 Operationsgruppen (a - d): Stammhirnläsion (stark gezeichnete Striche) einseitig und beidseitig an Normaltieren (a,b) und an Zwischenhirntieren (c, d). Der Pfeil am N. opticus kennzeichnet das jeweils"sehende"Auge.

bis zu einem gewissen Grade ermüdungshemmend.

Nach den Befunden dieses Kapitels ist also die starke "Enthemmung"[4] der stammhirnverletzten Tiere nicht immer mit einer quantitativen Steigerung ihrer Reaktionsbereitschaft verbunden; beim Typ 2 kann die Ermüdung sogar beschleunigt werden. Worauf diese Unterschiede beruhen, bleibt vorerst offen; möglicherweise ist der nur in Grenzen kontrollierbare Umfang des Defektes dafür verantwortlich zu machen. B e i d e n Reaktionstypen gemeinsam sind jedoch die U n s p e z i f i t ä t des Reagierens auf alle möglichen bewegten Gegenstände (Erweiterung des "Beuteschemas") und ebenso die Folgen einseitiger Defektsetzung; jeweils das k o n t r a l a t e r a l e Auge wird "enthemmt". Das paßt gut zu den Forderungen des Funktionsschemas (Abb. 27). Unklar bleibt allerdings, warum die Tiere dabei auf dem i p s i l a t e r a l e n Auge "blind" erscheinen; hier dürften interokulare Transfervorgänge mit beteiligt sein, über deren Natur vorerst nichts gesagt werden kann. Wie endlich die vorderhirnlosen stammhirndefekten Tiere zeigen, ist das Vorderhirn für die Auslösung der Schnappreaktion auf bewegte Dinge wohl entbehrlich, wenn man nur dafür sorgt, daß die Hemmung des Stammhirns durch den Defekt beseitigt wird. Die Basalganglien im Vorderhirn sind demnach nicht grundsätzlich unentbehrlich, wie noch DIEBSCHLAG (1935) und BLANKENAGEL (1931) vermuteten.

2.23 Vergleich mit Rana temporaria (L.) und Rana esculenta (L.)

In q u a l i t a t i v e r Hinsicht ließen sich die Ergebnisse von Kap. 2.22 auch auf Rana temporaria und Rana esculenta übertragen. Da die Tiere allerdings ausgesprochen "temperamentvoll" und scheu sind, waren sie für q u a n t i t a t i v e Versuche ungeeignet.

Auch die Frösche verweigerten nach Verlust beider Vorderhirnhemisphären die Nahrung, obwohl das Sehvermögen selber nicht gelitten hatte; das Fluchtverhalten war völlig normal. Dieselbe Fluchtattrappe wurde jedoch sofort als "Beute" behandelt, wenn auf die Vorderhirnexstirpation eine Stammhirnläsion folgte (Abb. 34). Je nach dem Umfang des Defektes konnte das Beuteverhalten auch hier für ein Auge, für beide Augen und für verschiedene Retinapartien "enthemmt" werden.

---

4) Nach RANDALL (1964) sollen sich mittelhirndefekte Katzen ähnlich verhalten.

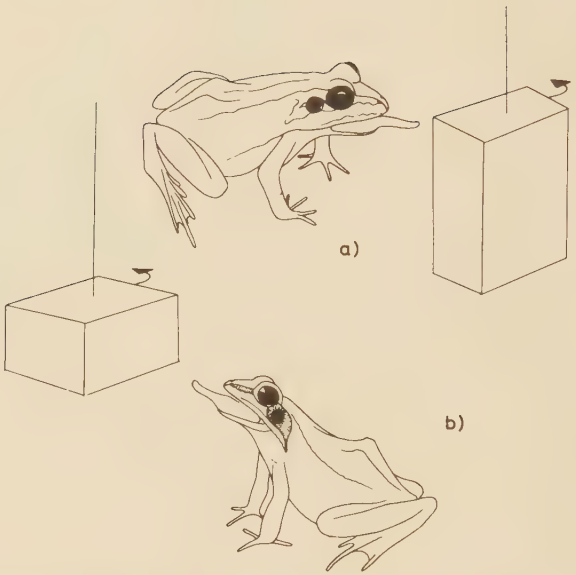


Abb.: 34

Verhaltensbilder stammhirndefekter Frösche (Rana esculenta L. (a) und Rana temporaria L. (b)). Die Tiere richten und schnappen nach bewegten Klötzen von beliebiger Größe.

"Beuteenthemmte" Wasserfrösche, Grasfrösche und Erdkröten unterscheiden sich hauptsächlich in ihrem Beute - V e r - h a l t e n . Bei Grasfröschen und Erdkröten ist der Beutefang "plastischer" und vielseitiger als bei Wasserfröschen. Während Erdkröten nach der Richtbewegung versuchen, den bewegten Gegenstand zu verfolgen, führt der Wasserfrosch lediglich ruckweise Einstellreaktionen aus; selten bewegt er sich von der Stelle; in einigen Fällen sah ich ihn die "Beute" anspringen, was Grasfrösche selten und Erdkröten nie tun. Diese Befunde stimmen gut mit den Beobachtungen von BUYTENDIJK (1941) und EIBL-EIBESFELDT (1951) an intakten Tieren überein. Sie unterscheiden bei den Anuren zwischen "Jagdtieren", die von vornherein jagen und zwischen "Wartetieren", die vorwiegend auf die Beute lauern. Demnach gehören nach EIBL-EIBESFELD die Wasserfrösche vorwiegend zu den "Wartetieren", die Grasfrösche und Erdkröten dagegen zu den "Jägern".

2.24 Auswertung der Versuchsergebnisse

2.241 Histologische Untersuchung der Hirndefekte

Hirnoperationen sind nur dann sinnvoll, wenn man das Operationsbild histologisch beurteilen kann. Daher legte ich zunächst einen "Gehirn-Atlas" des unversehrten Erdkrötengehirns an. Er enthielt photographische Reproduktionen von 10 µ starken Querschnitten[5] in fortlaufender Folge (Vorderhirn bis Medulla). Weiterhin wurden 8 Querschnittsdarstellungen des "Gehirn-Atlasses" aus den (im vorliegenden Zusammenhang) wichtigsten Hirnregionen maßstabgetreu abgezeichnet und vervielfältigt. In diese Hirnschemata wurde dann jeweils das Operationsergebnis eingetragen, das sich aus dem Vergleich zwischen Querschnitten der Defektgehirne und solchen des "Gehirn-Atlasses" ergab. Das Ergebnis dieser Untersuchungen[6] ist in Tafel I (Exstirpationen im Vorderhirn) und Tafel II (Läsionen im Stammhirn) an repräsentativen Beispielen wiedergegeben. Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind lediglich die im vorliegenden Zusammenhang wichtigsten Kernregionen (Bezeichnungen nach GAUPP, ECKER, WIEDERSHEIM (1904) und KRAUSE (1923)) eingezeichnet worden.)

---

5) Fixierung: BOUIN-ALLEN; Färbung: Hämatoxylin (DELAFIELD).

6) Querschnittserien von insgesamt 45 Defektgehirnen.

TOPOGRAPHIE DER DEFEKTE

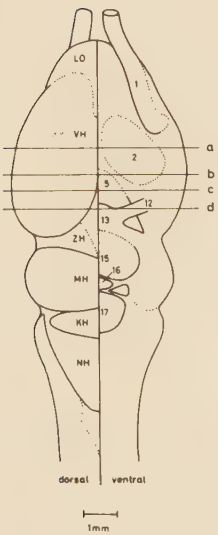
Tafel I

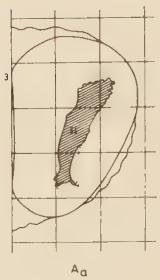
EXSTIRPATIONEN IM VORDERHIRN

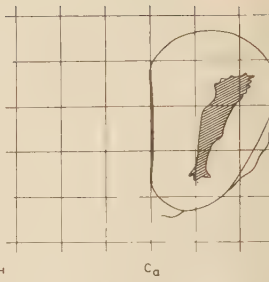
(Bufo bufo L.)

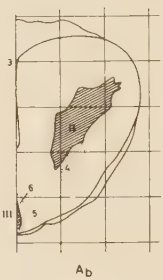
Legende:

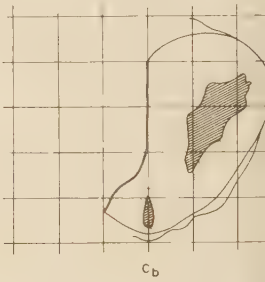
A Normalhirn
B Exstirpation beider Hemisphären
C Exstirpation einer Hemisphäre
a,b,c,d Gehirnquerschnittsebenen
LO Lobus olfactorius
VH Vorderhirn
ZH Zwischenhirn
MH Mittelhirn
KH Kleinhirn
NH Nachhirn
II zweiter Ventrikel
III dritter Ventrikel
1 N. olfactorius
2 Pars infundibularis
3 Fissura sagittalis
4 Ganglion basale
5 Area praeoptica
6 Hypothalamus
7 ventraler Thalamus
8 medialer Thalamus
9 dorsaler Thalamus
10 Paraphyse
11 Epiphyse
12 N. opticus

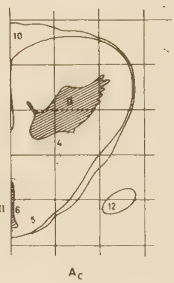


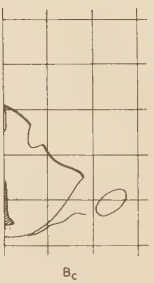


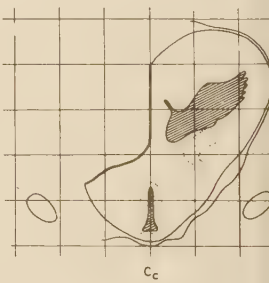


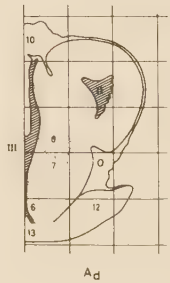


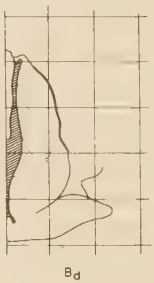


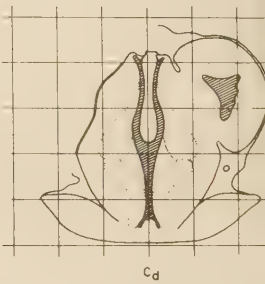












OPOGRAPHIE DER DEFEKTE

Tafel II

LASIONEN IM STAMMHIRN

(Bufo bufo L.)

nde:

Normalhirn

Lasion einseitig

Lasion beidseitig

g,h Gehirnquerschnittsebenen

Area chiasmatica

Stratum opticum

Infundibulum

Pars anterior (Hypophyse)

Pars posterior (Hypophyse)

Nucleus magnocellularis

Tectum opticum

Epithel

schmale subepitheliale Körnerschicht

innere molekulare Schicht

schmale mittlere Körnerschicht

äußere molekulare Schicht

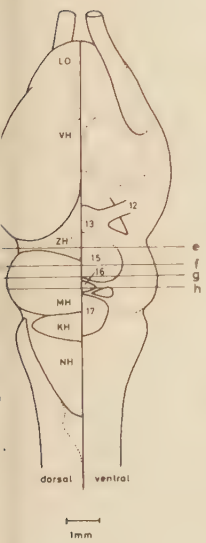
breite äußere Körnerschicht

Stratum medullare profundus

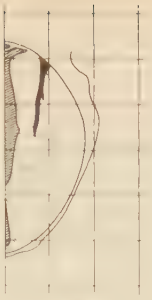
intermediäre Körnerschicht

Stratum medullare superficiale

M. oculomotorius

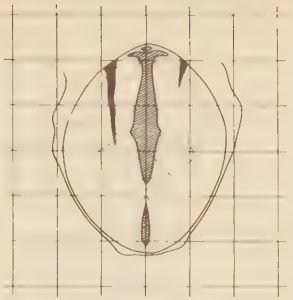


Ae

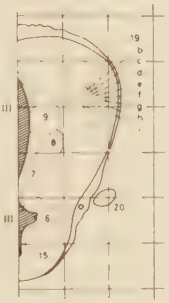


Be

1mm

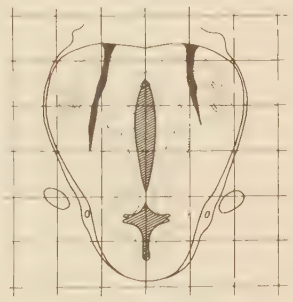


Ce

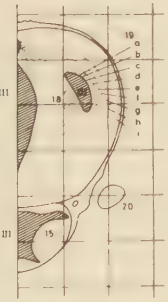


Af

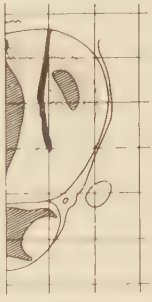
Bf



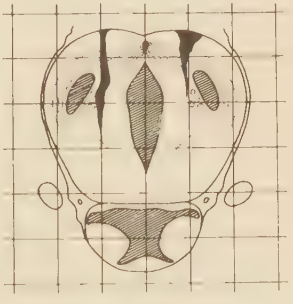
Cf



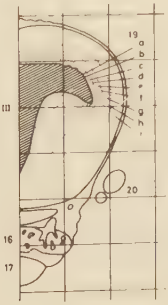
Ag



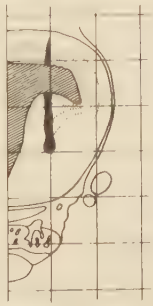
Bg



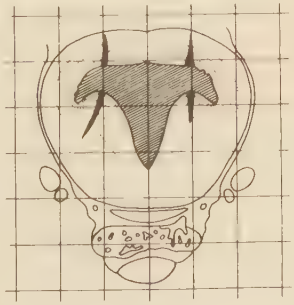
Cg



Ah



Bh



Ch

Exstirpationen im Vorderhirn (Tafel I)

Das Vorderhirn der Erdkröte steht, verglichen mit dem höherer Wirbeltiere, auf einer relativ niedrigen Organisationsstufe. Palliale und subpalliale Partien sind in ihrer Massenanordnung ziemlich gleich stark vertreten. Während sich bei den höheren Wirbeltieren die lateralen Partien zu einem mächtigen Stammganglion entwickeln, liegen hier in der Massenanordnung eher inverse Verhältnisse vor. Auch das starke Zurücktreten markhaltiger Nervenfasern spricht für eine niedrige Organisationsstufe (vgl. GAUPP).

Die wichtigsten motorischen Zonen im Vorderhirn stellen wohl die Basalganglien dar (BLANKENAGEL 1931, DIEBSCHLAG 1935), wenngleich ihre Bedeutung durch die Befunde an stammhirndefekten Zwischenhirntieren (vgl. oben S. 39) eingeschränkt werden muß. Ihr Gebiet ist in der Pars subpallialis die Pars lateralis. Diese Beziehung soll mit Sicherheit allerdings nur für den mittleren Abschnitt der lateralen Zellmasse gelten (vgl. GAUPP). Hier stellen die Basalganglien eine schmale Zellage dar, die sich von der Regio arcuata bis zum unteren Ventrikelrand erstreckt. Der hintere und vordere Abschnitt ist nach GAUPP in seiner Bedeutung noch unklar.

Die Versuchsergebnisse von Kap. 2.21 lehren, daß die Richtaktivität nach Exstirpation der vorderen Basalganglienmasse (Vorderhirnexstirpation - E_1) nicht wesentlich vermindert wird. Erst nach Entfernung der mittleren Partien (Vorderhirnexstirpation - E_2) sinkt die Beuteaktivität etwa mit der Masse abgetragenen Hirnmaterials. Nach Exstirpation einer Hemisphäre (Vorderhirnexstirpation - E_3) und auch nach Exstirpation beider Hemisphären waren die Basalganglien stets sauber entfernt. Nur zwei von allen untersuchten Tieren beachteten die Beute auch nach einer "totalen" beidseitigen Exstirpation geringfügig. Die anschließende histologische Untersuchung ergab in diesen beiden Fällen, daß noch ein Rest der Basalganglien stehen geblieben war. Das Zwischenhirn wurde bei allen Vorderhirnoperationen geschont, abgesehen von dem auf S. 32 erwähnten Einzelfall.

Defekte im Stammhirn (Tafel II)

Auch das Zwischenhirn ist noch relativ ursprünglich, zumal große Teile seiner Wände als einfaches Epithel ausgebildet sind. Vom Zurücktreten markhaltiger Nervenfasern ist hier vor allem der vordere Gehirnabschnitt betroffen (vgl. GAUPP). Die zu beiden Seiten des spaltförmigen Ventrikels liegenden Hauptmassen des zentralen Grau gliedern sich in vier übereinanderliegende Abschnitte (KRAUSE): dorsaler Thalamus, medialer Thalamus, ventraler Thalamus und Hypothalamus. Alle vier Abschnitte sind nur im rostralen Bereich des Infundibulum durch die Zonae limitantes einerseits und durch die Ventrikel andererseits deut-

lich voneinander getrennt; lediglich die lateralen Zellmassen gehen mehr oder weniger stark ineinander über. Der dorsale Thalamus ist im mittleren Bereich des Zwischenhirns besonders mächtig ausgebildet, indem er lateral weit über die ventralen Partien auslädt. Nach vorn zu wird seine dorsoventrale Ausdehnung zunehmend kleiner, und er endet reduziert unterhalb des Ganglion habenulae. Nahezu entgegengesetzt verhält sich der mediale Thalamus: Er ist im hinteren Abschnitt relativ schmal, verbreitert sich dann nach vorn zu und erreicht dort fast die Oberfläche des Zwischenhirns. Der ventrale Thalamus stellt nur im mittleren Gehirnabschnitt eine für sich getrennte schmale Zellschicht dar. Der Hypothalamus umkleidet im hinteren und mittleren Gehirnabschnitt den Ventrikel des Infundibulum und setzt sich dann nach vorn in die Area praeoptica fort. In den hinteren zwei Dritteln werden die Thalami von den Fasern des Nervus opticus überzogen, die von dem an der Basis gelegenen Chiasma opticum ausstrahlen. Von ihnen steigt nur ein geringer Teil in den dorsalen Thalamus; ihre Hauptmasse strebt dem Tectum opticum zu, welches das Zwischenhirn beidseitig überlagert.

GAUPP verzichtet auf diese Viergliederung der Thalami; der mediale Thalamus wäre in seiner Darstellung der ventrale Thalamus, und der ventrale Thalamus (nach KRAUSE) würde mit zu dem Hypothalamus gerechnet werden.

Der dorsale Abschnitt des Mittelhirns zeichnet sich durch eine besondere Innenstruktur aus, welche durch die Beziehung zum Nervus opticus geprägt wird. So besteht die Deckenformation aus 9 Schichten, wobei zellarme und zellreiche Schichten miteinander alternieren (vgl. GAUPP). Beide Hälften des Tectum opticum sind durch starke Faserzüge, der Commissura tecti mesencephali und der Commissura posterior, miteinander verbunden. Relativ unübersichtlich liegen die Verhältnisse im Übergangsgebiet von Zwischenhirn und Mittelhirn; dieses Gebiet wird als Metathalamus bezeichnet.

Die Läsionen, die zu den in Kap. 2.22 beschriebenen "Enthemmungen" führten (in Tafel II schwarz eingezeichnet), wurden stets im dorsalen Thalamus und im Tectum opticum gesetzt, und sie wirkten nur dann, wenn sie ein- oder beidseitig, nicht dagegen, wenn sie medial orientiert waren. Auch eine partielle Zerstörung der genannten Hirnregionen (mit Hilfe eines Thermokauters) blieb in diesem Zusammenhang zunächst erfolglos. Man muß daher annehmen, daß es weniger auf die Zerstörung eines Zentrums, viel mehr auf dessen Ausschaltung nach dorsoventraler Durchtrennung entsprechender Nervenbahnen ankam, die in enger Beziehung zum Chiasma stehen. Hierfür sprechen auch die Regenerationserscheinungen (vgl. oben S.37), die sicherlich auf postoperativer Verwachsung durchtrennter Faserzüge beruhten. Eine genauere Lokalisation konnte vorerst nicht durchgeführt werden. Auch für die Reaktionstypen 1 und 2 (vgl. oben S.38)

und die "Enthemmung" des Beuteverhaltens für bestimmte Retinabereiche7) ergaben sich noch keinerlei feste Anhaltspunkte.

Vergleich mit Rana esculenta (L.) und Rana temporaria (L.)

Dem ä u ß e r e n Habitus nach unterscheiden sich die Gehirne von Rana esculenta und Bufo bufo vor allem in der Massenrelation zwischen Vorderhirn und Mittelhirn. Während beim Wasserfrosch die ovoiden Lobi optici dorsal und lateral stark hervorspringen und größer als die lateralen Partien des Vorderhirns sind, ist es bei der Erdkröte nahezu umgekehrt. Das Gehirn von Rana temporaria nimmt in diesem Zusammenhang etwa eine Mittelstellung ein. Je nach der Schädelgröße ändert sich auch der Umfang des gesamten Gehirnkomplexes (vgl. auch RENSCH 1958, SCHUCHARDT 1952). Für den längsten lateralen Durchmesser des Erdkrötenvorderhirns ergab sich bei den von mir untersuchten Tieren eine Variationsbreite von 4 mm bis nahezu 6 mm.

Im h i s t o l o g i s c h e n Aufbau sind die drei Anurengehirne sehr ähnlich. Hauptsächlich in der Form der Ventrikel zeigen sich gewisse Unterschiede, die allerdings - bedingt durch den unterschiedlichen Füllungsgrad - bei einer und derselben Art auftreten können. Dementsprechend weisen auch die Operationsbilder keinerlei Besonderheiten auf.

7) Es besteht jedoch der Verdacht, daß Läsionen im vorderen Stammhirnabschnitt (vorwiegend dorsaler Thalamus) das Beuteverhalten für dorsoventrale Retinabereiche und Läsionen im hinteren Stammhirngebiet (vorwiegend Tectum opticum) das Beuteverhalten für nasal-temporale Retinabereiche "enthemmen".

2.242 Mathematische Auswertung der Befunde

Im folgenden sollen die Ermüdungskurven[8] der nachstehend genannten Versuchsgruppen nach den Kriterien E r m ü d u n g s f o r m , E r m ü d u n g s g e f ä l l e und R e a k t i o n s h ö h e miteinander verglichen werden.

1. Versuchsgruppe: Normaltiere[9]
2. Versuchsgruppe: Vorderhirnexstirpation-(E_2)
3. Versuchsgruppe: Vorderhirnexstirpation-(E_3)
4. Versuchsgruppe: Stammhirnläsion-(1)[10]
5. Versuchsgruppe: Stammhirnläsion-(2)
6. Versuchsgruppe: einseitige Blendung

Ermüdungsform

Der Verlauf der Ermüdung (innerhalb einer Reizserienfolge) läßt sich am besten beurteilen, wenn man jeweils ihre relative Stärke von einer Reizserie zur anderen bestimmt. Diese sei ausgedrückt durch den Ermüdungsquotienten EQ_i, der sich ergibt, wenn man jeweils den Quotienten aus den Reaktionsanzahlen N* zweier aufeinanderfolgender Reizserien r_j und r_{j+1} bildet:

$$EQ_i = \frac{N^*j}{N^*j+1}$$

Je stärker der Reaktionsabfall von einer Reizserie zur anderen, desto größer wird EQ_i und umgekehrt. Bei $EQ_i = 1$ bliebe die Reaktionsbereitschaft gleich. In Abb. 35 umschreibt die stark gezeichnete Kurve die zugehörigen Werte von EQ_i für Normaltiere (a). Sie "schwingt" mit abnehmender Amplitude um einen konstanten Durchschnittswert EQ_a. Dieser Wert repräsentiert

8 In jedem Falle successive Reizserien in 5-Minuten-Abständen.

9) Wird durch Versuchsgruppe: Vorderhirnexstirpation-(E_1) repräsentiert.

10) Den Reaktionstypen 1 und 2 (vgl. oben S. 38) sollen rein formal eine Stammhirnläsion-(1) und eine Stammhirnläsion-(2) zugeordnet werden, obgleich hierfür noch keine festen histologischen Anhaltspunkte vorliegen.

zugleich die Verknüpfung zweier entgegengesetzt wirkender Faktoren: der taxisspezifischen Ermüdung innerhalb der Reizserien ("aktives System") und der Erholung innerhalb der Reizserienpausen ("passives System"). Eine Änderung beider Faktoren müßte zwangsläufig eine Änderung von EQ_s bewirken.

Das "p a s s i v e S y s t e m" läßt sich durch Variation der Erholungspausen verändern. Dabei erlischt die Reaktionsbereitschaft nach kurzfristiger Reizung schneller (Vergrösserung von EQ_s) als nach langfristiger (Verkleinerung von EQ_s) (vgl. oben S.10).

Das "a k t i v e S y s t e m" läßt sich auf zweierlei Weise verändern:

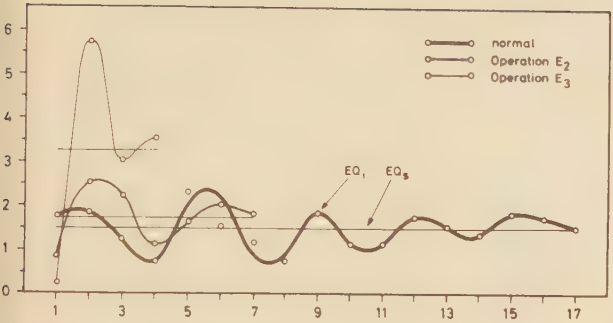
1. Nach partieller Exstirpation-(E_2) b e i d e r Vorderhirnhemisphären[11] wird EQ_s etwas größer (a, Operation E_2). Die EQ_i-Kurve beginnt mit großer Amplitude (bedingt durch eine Anlaufphase zu Beginn der Reizserienfolge, vgl. oben S. 34) und "schwingt" dann stark gedämpft um den Wert EQ_s. Extremer liegen die Verhältnisse nach e i n s e i t i g e r Vorderhirnexstirpation-(E_3); hier hat sich auch EQ_s gegenüber den Normalreaktionen um mehr als das Doppelte erhöht (a, Operation E_3).

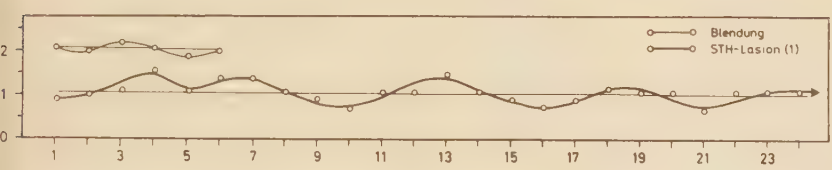
2. Nach einer Stammhirnläsion-(1) "schwingt" die EQ_i-Kurve mit kleiner Amplitude und geringer Frequenz um einen Wert von EQ_s, der nur wenig über 1 liegt (b, STH-Läsion(1)). Ähnlich wie nach einer partiellen Vorderhirnexstirpation kann die Ermüdung aber auch durch eine Stammhirnläsion-(2) beschleunigt werden (c, STH-Läsion (2)). Die EQ_i-Kurven für Tiere der Operationstypen Vorderhirnexstirpation-(E_2) und Stammhirnläsion-(2) verhalten sich ihren Kurvenbildern nach nahezu spiegelsymmetrisch zueinander.

Die Ergebnisse an hirndefekten Erdkröten lassen sich wie folgt zusammenfassen: Verringert man die reaktionsstimulierende Komponente (Vorderhirnexstirpation-(E_2) und -(E_3)) des "aktiven Systems), so werden Amplituden, Frequenz und Dämpfung der EQ_i-Kurven erhöht und EQ_s wird größer. Verringert man die reaktionshemmende Komponente (Stammhirnläsion-(1))des "aktiven Systems", so sinken Amplituden, Frequenz und Dämpfung der EQ_i-Kurven und EQ_s wird kleiner.

---

11) In Kap. 2.213 wurde erwähnt, daß die Ermüdungskurven je nach der Masse abgetragenen Vorderhirnmaterials unterschiedlich verliefen. Demzufolge wurden in diese Betrachtungen nur solche Tiere aufgenommen, bei denen etwa die Hälfte des Vorderhirns b e i d s e i t i g abgetragen worden war. Ihre Ermüdungskurven konnten dann mit denen solcher Tiere verglichen werden, bei denen e i n e (ipsilaterale) Hemisphäre (im ganzen also auch 50% des Vorderhirns) fehlte (vgl. Vorderhirnexstirpation-(E_3)).





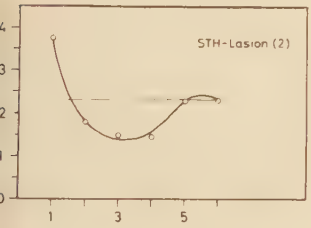


Abb.: 35

"Einschwingungskurven" für den Ermüdungsquotienten EQ_8 bei Normal- und Defekttieren. Abszisse: laufende Nummer der Reizserienpaare. Ordinate: mittlere EQ_i -Werte von je 5 verschiedenen Tieren.

Der Wert von EQ_s kann aber auch verändert werden, indem man die Dauerafferenzen der Sinnesorgane drosselt. Nach einseitiger Durchtrennung des Sehnerves wird er größer (b, Blendung); die EQ_i-Kurve "schwingt" mit sehr kleiner Amplitude.

Ermüdungsgefälle und Reaktionshöhe

Während die EQ_i-Werte über die E r m ü d u n g s f o r m innerhalb einer Reizserienfolge Aufschluß gaben, können die EQ_s-Werte der einzelnen Versuchsgruppen zur Beurteilung des E r m ü d u n g s g e f ä l l e s herangezogen werden. Nach der allgemeinen Beziehung

$$y = a\, e^{-bx}$$

läßt sich für die Abnahme der Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge leicht eine "Ermüdungsgleichung" aufstellen. a und b sind Konstanten, wobei a die Triebstärke (N_0) und b den Logarithmus naturalis des Ermüdungsquotienten (EQ_s) darstellen soll; y ist die Anzahl (N*) der Richtbewegungen innerhalb der x-ten Reizserie (r):

$$N^* = N_0 e^{-(\ln EQ_s)(r-1)} .$$

Man kann jetzt für jede Versuchsgruppe eine solche "Ermüdungsgleichung" bestimmen, indem man jeweils die Werte von EQ_s (Durchschnittswerte je 5 verschiedener Versuchstiere[12]) in die obige Gleichung einsetzt (vgl. Tabelle 3a). Dabei soll vorausgesetzt werden, daß N_0 im Anschluß an jede Operation nicht verändert worden ist; damit wäre N_0=100 zu setzen (vgl. oben S. 33). Die Kurvenbilder der "Ermüdungsgleichungen" sind in Abb. 36a wiedergegeben.

Als Maß für die R e a k t i o n s h ö h e verwendete ich die Gesamtanzahl der Richtbewegungen einer Reizserienfolge. Sie ist für jede Versuchsgruppe in Tabelle 3b eingetragen (vgl. auch Abb. 36b).

---

12) Für die Mittelwertsbildung konnte jeweils nur die Hälfte der Tiere verwendet werden, da ihre Anzahl in der 2. Versuchsgruppe von vornherein auf 5 Vertreter beschränkt war. Die Daten der 5 übrigen Tiere innerhalb der anderen Versuchsgruppen zeigen jedoch keine nennenswerten Abweichungen.

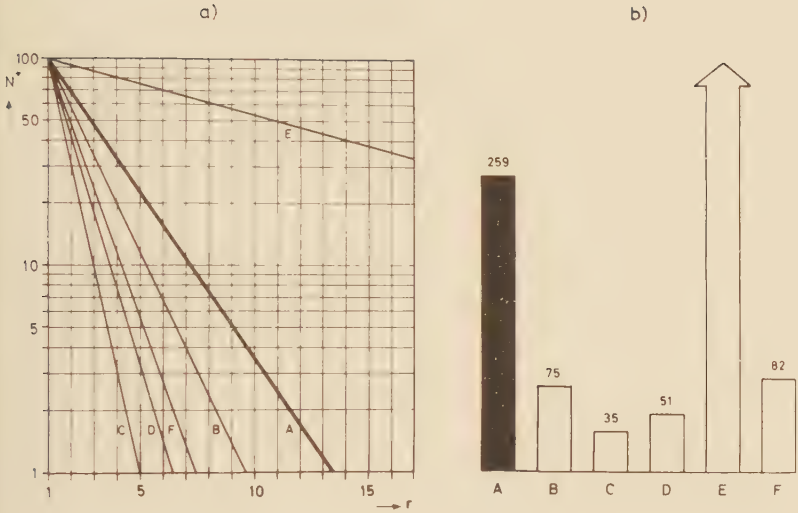


Abb.: 36

Unterschiede im Reaktionsgefälle (a) (Abszisse: Reizseriennummer r, Ordinate: Anzahl der Richtbewegungen N^*), berechnet nach der Formel :

$$N^* = N_o \, e^{-(\ln EQ_s)(r-1)} ,$$

und in der Reaktionsanzahl (b) einer Reizserienfolge (Reizserienabstand = 5 min) für Normaltiere (A), nach Vorderhirn - exstirpation- E_2 (B), Vorderhirnexstirpation- E_3 (C), Stammhirnläsion- 2 (D), Stammhirnläsion-1 (E) und nach einseitiger Blendung (F).

Versuchsweise wurden die Unterschiede im Ermüdungsgefälle und in der Reaktionshöhe zwischen den einzelnen Versuchsgruppen im Rahmen eines "T-Tests" auf Signifikanz geprüft[13](vgl. Tabelle 4). Bei den meisten Vergleichspaaren scheint die Signifikanz der Unterschiede in Ermüdungsgefälle und Reaktionshöhe korreliert zu sein. Eine Ausnahme bilden die Vergleichspaare 1, 9 und 10. Dort, wo das Ermüdungsgefälle bei den Vergleichspaaren offenbar gleich stark ist (Vergleichspaare 1, 5, 6, 7, 8, 9, 10), treten jedoch deutliche Unterschiede in der Ermüdungsform (vgl. Abb. 35) hervor.

Tabelle 3

		a)	b)
Versuchsgruppe	EQ_s	"Ermüdungs-gleichung"	Mittlere Reaktions-Anzahlen
normal	1,45	$N^*=100\ e^{-0,37(r-1)}$	259
VH-Exstirpation(E_2)	1,70	$N^*=100\ e^{-0,53(r-1)}$	75
VH-Exstirpation(E_3)	3,20	$N^*=100\ e^{-1,16(r-1)}$	35
STH-Läsion(1)	1,07	$N^*=100\ e^{-0,07(r-1)}$	"∞"
STH-Läsion(2)	2,29	$N^*=100\ e^{-0,83(r-1)}$	51
Blendung	2,05	$N^*=100\ e^{-0,72(r-1)}$	82

13) Der Aussagewert des Tests wird allerdings durch die geringe Anzahl von Tieren eingeschränkt.

Tabelle 4

Vgl.-Paar Nr.	Signifikanzprüfung zwischen / auf	Unterschiede i.d. Reaktionshöhe p	Unterschiede i.d. Ermüdungsgefälle p
1	norm./VH-Exst.(E_2)	<0,001	0,330
2	norm./VH-Exst.(E_3)	<0,001	0,032
3	norm./STH-Läsion(2)[14]	<0,001	0,020
4	norm./Blendung	<0,001	<0,001
5	VH-Exst.(E_2)/VH-Exst.(E_3)	0,068	0,254
6	VH-Exst.(E_2)/STH-Läs.(2)	0,258	0,134
7	VH-Exst.(E_2)/Blendung	0,698	0,155
8	VH-Exst.(E_3)/STH-Läs.(2)	0,168	0,500
9	VH-Exst.(E_3)/Blendung	<0,001	0,390
10	STH-Läs.(2)/Blendung	0,027	0,437

(_____ bedeutet: nicht signifikant)

14) Auf eine Signifikanzprüfung gegen STH-Läsion (1) konnte aus naheliegenden Gründen verzichtet werden.

3 ERÖRTERUNG DER BEFUNDE

- 3.1 -

a. Der vermutliche zentralnervöse "Schaltapparat" der taxisspezifischen Ermüdung läßt sich in einem Modell (Abb.37) anschaulich machen: Erfährt die Retinapartie (1) eines Auges Bewegungsreize, so treffen sie, in entsprechende Erregungen transformiert, zunächst auf ein niederes afferentes Zentrum (2). Dieses empfängt unspezifische Erregungen eines Sammelzentrums (12), das selber laufend von den Dauerafferenzen aller Sinnesorgane gespeist wird. Die unspezifischen Erregungen werden von den auftreffenden moduliert, verlassen das niedere afferente Zentrum (2), passieren ein Koordinationszentrum (3), ein Speicherzentrum (4) und treffen auf den AAM (5). Dieser sendet zunächst Informationen an ein höheres Zentrum (6), das rückwirkend je nach Stimmung und Triebstärke die "Durchlaßfähigkeit" des AAM bestimmt (vgl. oben S.14). Passen die Erregungen in den Funktionskreis des Beutefangs, so sendet der AAM entsprechende Befehle an die motorischen Zentren (13), die jetzt die Richtbewegung aktivieren. Dabei registriert offenbar genau das Speicherzentrum (4) die jeweils durchgelassenen Erregungsmengen. Soweit wäre die Reaktionsbereitschaft für Richtbewegungen theoretisch unermüdbar, es sei denn, daß der Zustrom der Dauerafferenzen durch operative Ausschaltung der Sinnesorgane (oben S.26 u.28) gedrosselt wird. Ein solches System scheint tatsächlich verwirklicht zu sein. Es würde im Prinzip etwa jenem entsprechen, das BIRUKOW (1952) für die K o m p e n s a t i o n s b e w e g u n g der Amphibien beschrieben hat. Bei der Richtbewegung der Erdkröte bestimmt jedoch der Umfang (N) der gespeicherten Eindrücke selber die Reaktionsstärke über eine positive (Vorderhirn; 7 , 10 , 11) und eine negative (Stammhirn; 8 , 9 , 11) Rückkoppelungsschleife[15]. Dabei wird die Informationskapazität des Speicherzentrums (4) von dem höheren Zentrum (6) je nach Größe der Triebstärke am Reglersystem (8 , 7) eingestellt. Ist ein Maximum (N_o) erreicht, so wird der Ausgang des niederen afferenten Zentrums (2) blockiert (vgl. hierzu auch SCHLEIDT, W. 1962).

Im Laufe der Zeit können diese Eindrücke dem Speicherzentrum auch wieder verlorengehen. Ein solcher Vorgang läßt sich mathematisch durch jene Beziehungen ausdrücken, die auch aus den Zerfallsprozessen der Physik (z.B. der Zerfall radioaktiver Teilchen) bekannt sind (vgl. v.FÖRSTER 1948, v.FRISCH u. KRATKY 1962). Dann wäre die in einer bestimmten Zeit (Δt) zerfallene Anzahl von Eindrücken (ΔN) proportional der gerade vorhandenen Anzahl von Eindrücken (N):

---

15) Die Annahme eines Hemmungszentrums (9) stützt sich auf die Befunde des Reaktionstyps-1 (vgl. oben S.38)
der Reaktionstyp-2 muß aus dieser Betrachtung ausgeschlossen werden.

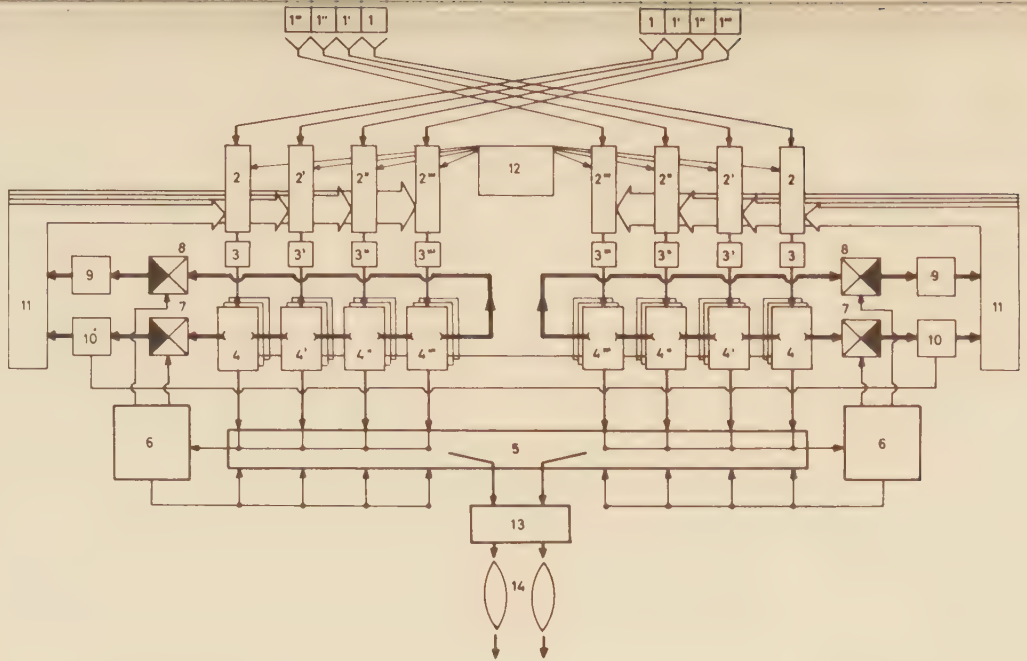


Abb.: 37

Schema des"Schaltapparates" für die reiz-und ortsspezifische Ermüdung der Richtbewegung bei der Erdkröte. 1 = Retinapartie, 2 = niederes afferentes Zentrum, 3 = Koordinationszentrum, 4 = Speicherzentrum, 5 = Angeborener Auslösemechanismus, 6 = höheres Zentrum, 7 = Regler der positiven Rückkoppelungsschleife, 8 = Regler der negativen Rückkoppelungsschleife,9=Hemmungszentrum, 10 = Aktivierungszentrum, 11 = Korrelationszentrum ("Stellglied"), 12 = Sammelzentrum, 13 = motorisches Zentrum, 14 = Effektoren. Erklärungen im Text.

$- \frac{\Delta N}{\Delta t} = \lambda N$. Durch Integration folgt

$$\int_{N_o}^{N} \frac{dN}{N} = -\lambda \int_{0}^{t} dt \quad , \quad \text{oder}$$

$$\ln N = -\lambda t + \ln N_o \ ,$$

$$\ln \frac{N}{N_o} = -\lambda t \ ,$$

$$N = N_o e^{-\lambda t} \qquad (1)$$

Die Zahl der Eindrücke sinkt anfangs rasch und nähert sich dann relativ langsam dem Wert Null (vgl. Abb. 38a). Diese Kurve wird den beobachteten Befunden ungefähr gerecht. Sie spiegelt im Prinzip jenen Vorgang wider, der als "schnelle Erholung" (im Anschluß an eine Reizserie) bezeichnet wird (vgl. KUCZKA 1956, KUENZER 1958 und Kap. 1.12). Im gleichen Maße, wie die in der Reizserie gespeicherten Eindrücke verblassen (a, unten), steigert sich potentiell wieder die Reaktionsbereitschaft (a, oben). Dieser Vorgang läßt sich messend verfolgen, indem man durch Variation der Erholungszeit bei verschiedenen, aber gleich reaktionsstarken Tieren jeweils den Wiederanstieg der Reaktionsbereitschaft ermittelt. Für die Reaktionsanzahlen ergibt sich dann eine etwa exponentiell ansteigende Kurve (vgl. Abb. 4).

b. Allerdings findet man nur selten Tiere, die sich im Anschluß an eine Reizserie so schnell und vollkommen erholen, wie es der Beziehung (1) entsprechen würde; dennoch könnte man einen solchen Fall theoretisch durchaus in Betracht ziehen (KUCZKA (1956) berichtet übrigens von einer Erdkröte "Y", die sich nach Ermüdung der Wischhandlung in einer Reizserie schon nach 60 min völlig erholt hatte). Meinen Befunden nach erholen sich die Erdkröten jedoch unvollkommen; dabei streben die Erholungskurven gegen einen Wert, der weit unterhalb des normalen Reaktionsniveaus liegt (vgl. auch Abb. 4). Die Anzahl jener Elemente eines Speicherzentrums, die noch Eindrücke "tragen", nähert sich daher nicht Null,

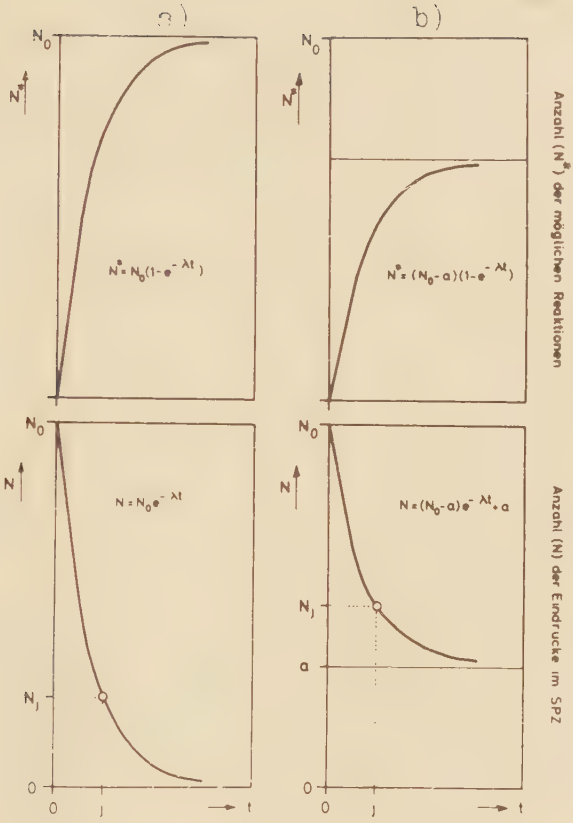


Abb.: 38

Mathematische Formulierung für den Zerfall von Eindrücken in einem Speicherzentrum SPZ (unten) und die entsprechende Anzahl möglicher Reaktionen (oben) bei relativ schnellem (a) und relativ langsamem Vergessen (b). Erklärung im Text.

sondern einem Wert a, wobei

$$N_o > a > 0 \qquad \text{gilt.}$$

Anders ausgedrückt: Empfängt ein Speicherzentrum Informationen der Anzahl N_o, so hinterlassen diese einen Teil fester bzw. " s t a b i l e r " Eindrücke der Anzahl a, während der andere Teil lockere bzw. " l a b i l e " Eindrücke der Anzahl N_o-a bildet. Dabei soll angenommen werden, daß das Verhältnis N_o/a bei einzelnen Tieren verschieden sein kann, bei einem und demselben Tier jedoch bei gegebener Triebstärke durchweg konstant ist:

$$\frac{N_o}{a} = k \quad ; \qquad a = \frac{N_o}{k} \qquad (2)$$

Aufgrund dieser Überlegungen läßt sich die einfache Vergessensformel (1) erweitern, und man erhält jetzt:

$$N = (N_o - a)e^{-\lambda t} + a \ ,$$

oder allgemein unter Berücksichtigung der Beziehung (2) :

$$N = N_o \left(\frac{k-1}{k} \ e^{-\lambda t} + \frac{1}{k} \right) . \qquad (3)$$

Wir haben also in einem solchen Speicherzentrum zwischen zweierlei Möglichkeiten von Eindrücken zu unterscheiden, den labilen Eindrücken, die k u r z l e b i g sind und daher schnell zerfallen:

$$N = N_o \left(\frac{k-1}{k} \right) e^{-\lambda t} \qquad (3,1)$$

und den stabilen Eindrücken, die relativ l a n g l e b i g sind:

$$N = \frac{N_o}{k} \ . \qquad (3,2)$$

Die Beziehung (3,2) gilt streng genommen allerdings nur für einen bestimmten längeren Zeitabschnitt, der bei einzelnen Tieren wohl verschieden sein kann. Über eine längere Zeitspanne hinweg können nämlich auch die stabilen Eindrücke langsam verblassen. Dieser Vorgang würde dann die Tatsache erklären, daß sich die Erdkröten in der Regel 24 Std. nach einer Reizserie wieder vollkommen erholt haben (vgl. Abb. 38b unten und oben und Abb. 4).

Es bliebe noch zu klären, wie man sich eine solche Stabilisierung gleicher Eindrücke vorstellen kann. v.FÖRSTER (1948), der ähnliche Überlegungen für das menschliche Gedächtnis angestellt hat, kam zu der Überzeugung, daß die einfache Vergessensformel (1) den Befunden der Humanpsychologen nicht gerecht wird. Er ging von dem Gedanken aus, daß die Gedächtnisinhalte von Zeit zu Zeit wieder regenerieren können. Dabei sollen dann jene Stellen des Gedächtnisses, die ihre Eindrücke verloren haben, stets mit solchen "rückgekoppelt" werden, die noch Eindrücke tragen. Dieser Vorgang wird von ihm als "Memorisation" bezeichnet. In diesem Gedächtnis bleibt dann auch für längere Zeit immer noch ein Teil von Eindrücken als beständiges Residuum (vgl. RENSCH 1954) zurück. Inwieweit man jedoch dem Erdkröten-"Gedächtnis" (Speicherzentrum) die Fähigkeit des Memorierens im Sinne v. FÖRSTERS zuschreiben kann, läßt sich nicht sagen.

c. Bekanntlich sind die Anuren schlechte Lerner: Bei Dressurversuchen behalten sie Assoziationen nur kurze Zeit. Dennoch darf man ihnen ein Lernvermögen nicht absprechen. So gibt es genügend Anzeichen dafür, daß sie Informationen zentral werten und unterscheiden können. Die Erdkröte beweist beide Fähigkeiten, indem sie nach Ermüdung für das eine Merkmal der Beuteattrappe auf ein anderes erneut reagiert (vgl. auch BIRUKOW u. MENG 1955). Eine Unterscheidung von successiven Informationen ist aber nur dann möglich, wenn zuvor deren Eindrücke gespeichert worden sind. Beide Phänomene, die S p e i c h e r u n g und die U n t e r s c h e i d u n g von Informationen (bzw. deren Eindrücke), wird man als Grundlage des Lernens bezeichnen können.

Im Sinne der bisherigen Betrachtungen könnte man jedes Prinzip, das der Abnahme der Eindrücke in einem Gedächtnis bzw. Speicherzentrum entgegenwirkt oder die Anzahl der Eindrücke sogar erhöht, als eine Lernkomponente bezeichnen. Beim menschlichen Gedächtnis wäre die "Memorisation" (v.FÖRSTER 1948) als eine solche aufzufassen.

Bei der Erdkröte kann die Zahl der Eindrücke in einem Speicherzentrum s u m m i e r t werden, wenn man das Tier innerhalb einer Reizserienfolge wiederholt in die gleiche Reizsituation versetzt (Abb. 39). Zu B e g i n n jeder Reizserie r_i können dann die jeweiligen Leerstellen des Speicherzentrums $(N_o - N_{i-1}(j))$, die der Anzahl jener Elemente entsprechen, die ihre Eindrücke verloren haben, mit der gleichen Anzahl neuer Eindrücke wieder aufgefüllt (rückgekoppelt) werden. Setzt man dabei voraus, daß diese neuen Eindrücke und die jeweils noch vorhandenen labilen Eindrücke $(N_{i-1}(j) - (a_1 + a_2 + \ldots + a_{i-1}))$ zusammen wiederum einen bestimmten Teil a_i stabiler Eindrücke hinterlassen (gemäß Beziehung (2)):

$$a_i = \frac{(N_o - N_{i-1(j)}) + (N_{i-1(j)} - (a_1 + a_2 + \ldots + a_{i-1}))}{k} ,$$

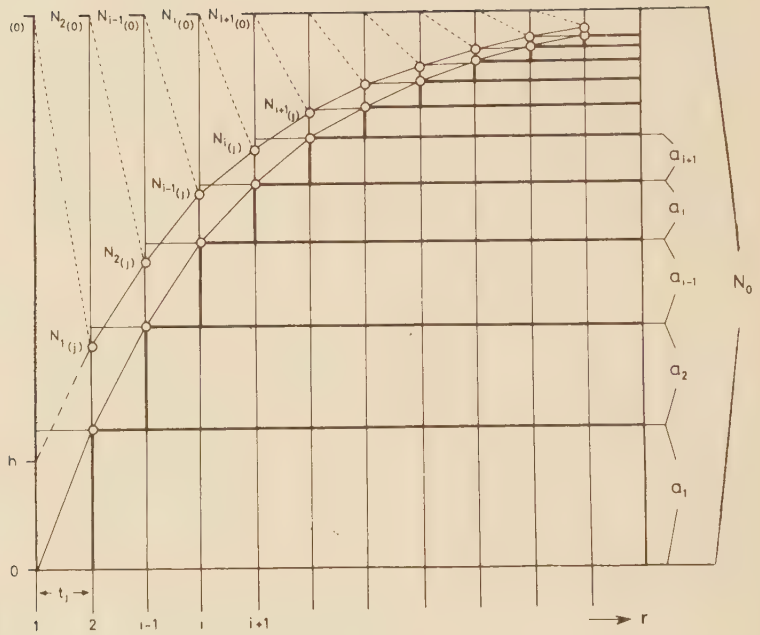


Abb.: 39

Mathematische Formulierung für die Speicherung von stabilen und labilen Eindrücken in einem Speicherzentrum (Ordinate) während der Reizserien (r) einer Reizserienfolge (Abszisse).

$$h = N_0 e^{-\lambda t_j}$$. Erklärungen im Text.

so nimmt die Gesamtanzahl der Eindrücke in einem Speicherzentrum von Reizserie zu Reizserie laufend zu. Im A n s c h l u ß an die Reizserie r_i läßt sich gemäß Beziehung (3) erneut eine Vergessensformel ermitteln; die zugeordnete Kurve nähert sich dann einem Wert $(a_1+a_2+\ldots+a_i)$, der sich aus der Summe stabiler Eindrücke aller vorangegangenen Reizserien, einschließlich der letzten, ergibt (vgl. Tabelle 5 und Abb. 39). Für die Zeit t_j (Reizserienabstand) gibt sie die Anzahl $(N_{i(j)})$ aller Eindrücke an, die zu Beginn der Reizserie r_{i+1} im Speicherzentrum vorliegen. Tabelle 5 gibt die zu B e g i n n und am E n d e einer Reizserie vorhandene Anzahl von Eindrücken (nach labilen und stabilen Eindrücken aufgeschlüsselt) für die ersten 4 Reizserien (r_1 bis r_4) wieder (vgl. auch Abb. 39). Dabei folgt die zu B e g i n n jeder Reizserie vorhandene Anzahl von Eindrücken (innerhalb der Reizserienfolge) der Beziehung:

$$\lim_{i \to \infty} \left\{ \underbrace{N_o \left(\frac{k-1}{k}\right)^{n_e} - \lambda t_j}_{\text{labile Eindrücke}} + \underbrace{\frac{N_o}{k}\left(1+\left(\frac{k-1}{k}\right)+\left(\frac{k-1}{k}\right)^2+\left(\frac{k-1}{k}\right)^3+\ldots+\left(\frac{k-1}{k}\right)^{n-1}\right)}_{\text{stabile Eindrücke}} \right\} = N_o$$

Die Gesamtanzahl der zu B e g i n n jeder Reizserie vorhandenen Eindrücke nimmt folglich innerhalb einer Reizserienfolge e x p o n e n t i e l l zu. Ihre Anzahl N beträgt zu Beginn der r-ten Reizserie:

$$N = N_o \left(1 - \left(1 - e^{-\lambda t_j} \right) e^{-\left(\ln \frac{1}{\Lambda}\right)(r-1)} \right) \quad (4)\ ^{16)},$$

$$\Lambda = \frac{k-1}{k} \quad .$$

16) Die Funktion gibt die Speicherung aller Eindrücke, die zu Beginn jeder Reizserie im Speicherzentrum vorliegen, für r=2 bis r= ∞ wieder.

Tabelle 5

Reiz-serie (r)	Gesamtanzahl der Eindrücke (labile und stabile) zu Beginn (oben) und am Ende (unten) der ersten 4 Reizserien (r_1 bis r_4) einer Reizserienfolge.	
	Anzahl der labilen Eindrücke	Anzahl der stabilen Eindrücke
1	0	0
	$N_{1(o)} = N_o(\frac{k-1}{k})e^{-\lambda t_o}$	$+ \frac{N_o}{k}$
2	$N_{1(j)} = N_o(\frac{k-1}{k})e^{-\lambda t_j}$	$+ \frac{N_o}{k}$
	$N_{2(o)} = N_o(\frac{k-1}{k})^2 e^{-\lambda t_o}$	$+ \frac{N_o}{k} + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k})$
3	$N_{2(j)} = N_o(\frac{k-1}{k})^2 e^{-\lambda t_j}$	$+ \frac{N_o}{k} + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k})$
	$N_{3(o)} = N_o(\frac{k-1}{k})^3 e^{-\lambda t_o}$	$+ \frac{N_o}{k} + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k}) + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k})^2$
4	$N_{3(j)} = N_o(\frac{k-1}{k})^3 e^{-\lambda t_j}$	$+ \frac{N_o}{k} + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k}) + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k})^2$
	$N_{4(o)} = N_o(\frac{k-1}{k})^4 e^{-\lambda t_o}$	$+ \frac{N_o}{k} + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k}) + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k})^2 + \frac{N_o}{k}(\frac{k-1}{k})^3$

Weiterhin kann man feststellen, daß die S u m m a t i o n der Eindrücke hauptsächlich durch die s t a b i l e n Eindrücke bewirkt wird; ihre Anzahl N beträgt in der r-ten Reizserie:

$$N = N_o \left(1 - e^{-(\ln \frac{1}{\Lambda})(r-1)} \right) \quad . \qquad (5)$$

Die Anzahl der l a b i l e n Eindrücke nimmt innerhalb der Reizserien einer Reizserienfolge dagegen e x p o n e n t i e l l a b und nähert sich Null:

$$N = \left(N_o e^{-\lambda t_j} \right) e^{-(\ln \frac{1}{\Lambda})(r-1)}$$

d. Da die Wirkungen des antagonistischen Reglerpaares (negative und positive Rückkoppelungsschleife) offenbar genau auf die jeweils vorhandenen Leerstellen im Speicherzentrum abgestimmt sind, müssen dementsprechend auch die Werte der Reaktionsanzahlen innerhalb einer Reizserienfolge e x p o n e n t i e l l a b k l i n g e n , und man kann für die Anzahl N* der Richtbewegungen in der r-ten Reizserie (gemäß Beziehung(4)) schreiben:

$$N^* = \left(1 - e^{-\lambda t_j} \right) N_o e^{-\frac{\Phi}{\Psi}(\ln \frac{1}{\Lambda})(r-1)} \quad . \qquad (6)$$

Diese Formel enthält die wichtigsten Faktoren, die an der taxisspezifischen Ermüdung der Erdkröte beteiligt sind: N_o ist ein Maß für die Triebstärke ("Kapazität des Speicherzentrums", vgl. oben S. 48), die Konstanten λ und Λ kennzeichnen die "Gedächtnisgüte", t_j ist der Reizserienabstand und Φ/Ψ charakterisiert die "Regelgüte". Die Funktion (6) stellt für:

$$\frac{\Phi}{\Psi} = 1$$

einen S o l l w e r t (vgl. EQ_s oben S.45) dar, der von den I s t w e r t e n (vgl. EQ_i oben S.44), die sich für

$$\frac{\Phi}{\Psi} \gtrless 1$$

ergeben, im Verlauf einer Reizserienfolge eingestellt wird. Die Wirkungsweise des Reglerpaares (vgl. oben S.48) spiegelt sich dementsprechend in dem "rhythmischen Ausschwingen" der Reaktionsbereitschaft wider. Grundsätzlich kann der Sollwert v e r s t e l l t werden, indem man entweder Φ oder Ψ i m g a n z e n ändert. Wird Φ kleiner (Stammhirnläsion, vgl. oben S. 38), so wird die Ermüdung innerhalb der Reizserienfolge verzögert (Verkleinerung von EQ_s, vgl. oben S.45); verringert man Ψ (Vorderhirnexstirpation, vgl. oben S.34 u.S. 35), so wird die Ermüdung beschleunigt (Vergrößerung von EQ_s, vgl. oben S. 45).

Für periodisch ablaufende Lern- und Adaptationsvorgänge gibt es in der Literatur genügend Beispiele. Das Phänomen der Periodizität wurde in solchen Zusammenhängen allerdings nur selten diskutiert. So konnte HAECKER (1912) feststellen, daß die Phasen von Falschreaktionen bei lernenden Axolotln eine "bemerkenswerte Periodizität" zeigten. TRINCKER (1954), der sich mit diesem Problem eingehender beschäftigte, führt die Periodizität bei Lernvorgängen auf eine zentrale Selbststeuerung zurück. Danach wird innerhalb des Lernverlaufes ein Sollwert (der dem maximalen Lernerfolg entsprechen würde) in Form gedämpfter Schwingungen eingestellt. Dabei soll die E i n s t e l l g ü t e vom Wert des Dämpfungsverhältnisses $\frac{\delta}{\omega}$ abhängen. TRINCKER kommt zu dem Schluß, daß die Einstellgüte in der aufsteigenden Wirbeltierreihe zunimmt. Optimale Einstellgüte würde beim Menschen vorliegen. Fische und Amphibien weisen dagegen vorwiegend p e r i o d i s c h gedämpfte Abläufe auf mit relativ geringer Einstellgüte. Diese Aussage ließ sich durch die Versuche an Erdkröten (vgl. Abb. 35a, normal) vollauf bestätigen.

e. Man kann in Beziehung (6) auch den Wert von t (Länge der Erholungspausen zwischen den Reizserien) variieren (vgl. oben S. 10). Gemäß Beziehung (3) fallen solche Einflüsse allerdings nur für kleine Werte von t ins Gewicht (oben S.10). Je größer t ist, eine desto geringere Rolle spielt der Faktor E r h o l u n g s z e i t . Für

$$t \longrightarrow \infty \quad \text{folgt} \quad N_0 e^{-\lambda t} \longrightarrow 0 .$$

Damit geht Beziehung (4) in Beziehung (5) über, und die Reaktionsanzahlen innerhalb der Reizserien einer Reizserienfolge lassen sich theoretisch durch die Funktion

$$N^* = N_0 e^{-\frac{\Phi}{\Psi}\left(\ln\frac{1}{\Lambda}\right)(r-1)} \qquad (7)$$

darstellen. Diese Aussage wird allerdings dadurch eingeschränkt, daß auch stabile Eindrücke über eine größere Zeitspanne hinweg zerfallen können; dieser Gesichtspunkt ließ sich jedoch formelmäßig noch nicht erfassen (vgl. oben S.50).

In der Literatur wird wiederholt darauf hingewiesen, daß den Änderungen der Reaktionsbereitschaft offensichtlich z w e i getrennte Prozesse im Zentralnervensystem zugrunde liegen (EIKMANNS 1955, KUCZKA 1956, KUENZER 1958). So hat man zu unterscheiden zwischen einer s c h n e l l e n Ermüdung innerhalb einer R e i z s e r i e - der eine rasche, wenn auch unvollkommene Erholung folgt - und zwischen einer l a n g s a m e n Ermüdung innerhalb einer R e i z s e r i e n f o l g e - von der sich das Tier nur langsam erholt. Die Phase der r a s c h e n Erholung würde dann nach diesen Überlegungen auf den Zerfall l a b i l e r Eindrücke in einem Speicherzentrum zurückzuführen sein; die l a n g s a m e Erholung würde dagegen ausschließlich auf dem Zerfall s t a b i l e r Eindrücke beruhen. Wollte man die schnelle Ermüdung als "afferente Drosselung" (M. SCHLEIDT 1954) und die langsame Ermüdung als "Adaptation" (PRECHTL 1953) bezeichnen, so muß man sich stets darüber im klaren sein, daß beide in keiner Alternativbeziehung zueinander stehen müssen, denn der eine Vorgang kann den anderen voraussetzen.

- 3,2 -

Da die Reaktionsbereitschaft auf eine Attrappe auch o r t s s p e z i f i s c h ermüdet, müssen jeder Retinapartie eines Auges (1, 1' , 1'' , 1''' ...) auch entsprechend viele niedere afferente Zentren (2 , 2' , 2'' , 2''' ...) und Speicherzentren (4 , 4' , 4'' , 4''' ...) zugeordnet werden (vgl. Abb. 37). Auf Grund der Befunde von Kap. 2.2 müßten alle Speicherzentren für jedes Auge getrennt durch je eine negative und eine positive Rückkoppelungsschleife verknüpft sein. Dabei enthält jede Gehirnhälfte ein Hemmungszentrum (9), ein Aktivierungszentrum (10) und ein Reglerpaar (7, 8). Darüber hinaus wird man zwischen beiden Aktivierungszentren (10) (und möglicherweise auch zwischen beiden Hemmungszentren (9)) Querverbindungen annehmen müssen. Die benachbarten Retinapartien zugeordneten Speicherzentren unterscheiden sich in ihrer Informationskapazität N_0 (und vielleicht auch in den Vergessenskoeffizienten λ und Λ). Daher ist die Reaktionsbereitschaft für große Darbietungswinkel (Reizung n a s a l e r

Retinapartien) geringer als für kleine (Reizung t e m p o r a - l e r Retinapartien, vgl. Abb. 12). Der biologische Sinn solcher retinalen Bevorzugungen ist leicht einzusehen. Gerade die nasalen Retinabereiche erfahren bei der Eigenbewegung des Tieres häufige Reizwechsel. Dementsprechend ist der neuromotorische Apparat für derartige Reize weitgehend abgestumpft. Eine Umkehr solcher Bevorzugungen muß für die Erdkröte katastrophale Folgen haben, wie die Befunde an stammhirndefekten Tieren (vgl. oben S. 36 u. Abb.31) zeigen; die Tiere schnappen bei jeder Eigenbewegung nach ihren eigenen Extremitäten und bei Passivverfrachtung auch nach den "vorüberziehenden" Gegenständen.

- 3,3 -

Da die Richtbereitschaft r e i z s p e z i f i s c h ermüdet, muß man j e d e r Retinapartie eines Auges auch eine A n z a h l von Speicherzentren zuordnen (Abb. 37), in denen die Eindrücke nach Reizqualität und Reizquantität getrennt gespeichert werden. Für die jeweilige Zuordnung sorgt ein Koordinationszentrum (3 bzw. 3', 3'' , 3''' ...). Es ist zu erwarten, daß das Koordinationszentrum nur dann die einzelnen Erregungen sorgsam trennen kann, wenn die zugeordneten Reize hinreichend große Unterschiede aufweisen. Im anderen Falle können deren Erregungen verwechselt oder fehlgeleitet werden. Dann stellt man im Reaktionstest fest, daß die Ermüdung für ein bestimmtes Merkmal der Attrappe ein anderes "mitermüden" ließ.

- 3,4 -

Wie schon erwähnt, ändert sich die Zahl der in einem Speicherzentrum registrierten Eindrücke im Laufe der Z e i t in Abhängigkeit von der Zahl jeweils vorhandener Eindrücke. Der Zerfall der Eindrücke kann aber auch offenbar unabhängig vom Faktor Z e i t beschleunigt werden, indem zwischendurch einem anderen Speicherzentrum Informationen zugeführt werden, z.B. durch Reizung eines anderen Auges (vgl. oben S. 16) oder durch Reizung eines anderen Retinabereiches (vgl. oben S. 20), desgleichen, wenn ein ganz anderes Sinnesorgan gereizt wird (vgl. oben S. 23). Infolgedessen müssen noch zwischen den einzelnen Speicherzentren beider Augen auch Querverbindungen angenommen werden (Abb. 37). Diese Einflüsse gehen in die Beziehung (6) des oben S.53 beschriebenen "Ermüdungssystems" als "Störgrößen" ein.

Werden zwei v e r s c h i e d e n e Reize (Attrappenreiz und akustischer Reiz, vgl. oben S. 21, oder Attrappenreiz und taktiler Reiz, vgl. oben S.23) simultan gesetzt, so kann sich die Reaktionsbereitschaft im einen oder dem anderen Funktionskreis für kurze oder längere Zeit verändern. Im ersten Fall zeigt sich dann deut-

lich eine A u f m e r k s a m k e i t s v e r s c h i e b u n g, wobei entweder die eine oder die andere Reaktion unterdrückt werden kann.

- 3,5 -

Die Intensität des Ablaufes einer Instinkthandlung hängt nicht allein von der Triebstärke und von der Wirksamkeit der zugeordneten Schlüsselreize ab. Einen entscheidenden Einfluß nehmen auch die Dauerafferenzen aller Sinnesorgane, die beim intakten Tier einen zentralen Aktualspiegel unspezifischer Erregungen (vgl. BIRUKOW 1952) auf konstantem Niveau halten. Dieses Erregungsreservoir (Sammelzentrum (12) in Abb. 37) läßt sich, sofern die Sinnesorgane intakt sind, auch nach wiederholter Auslösung der Richtbewegung kaum erschöpfen; dafür sprechen die Ermüdungskurven stammhirndefekter Tiere (oben S.38 , Reaktionstyp-(1)). Diese unspezifischen Erregungen sind wohl schlechthin die Grundlage jeglicher Handelnsbereitschaft. Wird der Erregungsstrom durch partielle Ausschaltung der Sinnesorgane gedrosselt, so vermindert sich auch die Handelnsbereitschaft (oben S.26 u. S. 28). Da die Erregung des Sammelzentrums (12) offenbar in gleichem Umfang von allen niederen afferenten Zentren verbraucht wird, ermüdet das Richten dann nicht mehr streng r e i z - und o r t s s p e z i f i s c h, sondern annähernd r e a k t i o n s s p e z i f i s c h .

4 ZUSAMMENFASSUNG

4,1 In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, die neurophysiologischen Grundlagen, insbesondere die Anteile der peripheren und zentralen Aktionen, der taxisspezifischen Ermüdung näher kennenzulernen. Es ergab sich die Notwendigkeit, die Befunde im Rahmen regeltechnischer Vorstellungen zu deuten und die Vorgänge mathematisch zu erfassen.

4,2 Bei wiederholter Auslösung der Richtbewegung fällt die Reaktionsbereitschaft (EIKMANNS 1955) ab. Das Maß für die Reaktionsstärke ist die Anzahl vergeblicher Richtbewegungen (Reizserie). Innerhalb einer Reizserienfolge sinken die Reaktionsanzahlen anfangs rasch, dann langsam, bis das Tier reaktionslos bleibt. Dabei lassen sich die Reaktionsanzahlen (N*) aufeinanderfolgender Reizserien (r) annähernd durch die Kurve einer Exponentialfunktion beschreiben, die für

$$N^* = N_o e^{-(\ln EQ_s)(r-1)}$$

einen "Sollwert" darstellt. Der Ermüdungsquotient EQ, definiert als Quotient aus den Reaktionsanzahlen aufeinanderfolgender Reizserien, bleibt während einer Reizserienfolge nicht konstant, sondern verändert sich rhythmisch; dabei wird ein "Sollwert" EQ_s, der einem streng exponentiellen Reaktionsabfall entsprechen würde, von den jeweiligen "Istwerten" EQ_i eingeregelt (vgl. oben S.44).

4,3 Grundsätzlich kann der Wert von EQ_s durch Änderung der Erholungspausen zwischen den Reizserien variiert werden. Dabei sinkt die Reaktionsbereitschaft innerhalb einer Reizserienfolge mit kurzen Pausen zwischen den Reizserien schneller als mit langen. Im ersten Falle wird EQ_s größer, im zweiten kleiner.

4,4 Nach partieller V o r d e r h i r n e x s t i r p a t i o n wird EQ_s im ganzen größer. Gleichzeitig erhöhen sich auch Amplitude, Frequenz und Dämpfung der EQ_i-Kurven. Nach totaler Vorderhirnexstirpation verweigern die Tiere die Nahrung, obgleich Sehnerven und Zwischenhirn verschont blieben.

4.5 Nach Läsionen im d o r s a l e n S t a m m h i r n g e b i e t läßt sich der Beutefang "enthemmen". Die Erdkröten richten und schnappen nach allen bewegten Gegenständen von beliebiger Größe. Je nach dem Umfang der Läsion kann das

Beuteverhalten für ein Auge, für beide Augen und auch für bestimmte Retinabereiche "enthemmt" werden. In der gleichen Weise reagieren auch s t a m m h i r n d e f e k t e Z w i s c h e n h i r n t i e r e . Der Wert von EQ_s ist relativ klein; dementsprechend gering sind auch Amplitude, Frequenz und Dämpfung der EQ_i-Kurven.

4,6 Auch die Dauerafferenzen der peripheren S i n n e s o r g a n e (Augen, Tango- und Propriozeptoren) beeinflussen den Ermüdungsvorgang entscheidend. Wird ihr Zustrom durch partielle Ausschaltung der Rezeptoren gedrosselt, so ermüdet die Richtbereitschaft nicht mehr r e i z - und o r t s -, sondern annähernd r e a k t i o n s s p e z i f i s c h . Der Wert von EQ_s steigt im ganzen.

4,7 Taktile und akustische Begleitreize hemmen oder steigern die Richtbereitschaft, je nachdem, ob sie innerhalb einer Reizserie oder innerhalb einer Reizserienpause eintreffen. Solche Faktoren können den Ermüdungsverlauf innerhalb einer Reizserienfolge stark modifizieren; sie gehen in die oben genannte Formel als "Störgrößen" ein ("Aufmerksamkeitsverschiebungen").

4,8 Für große Darbietungswinkel der Attrappe erlischt die Richtbereitschaft schneller als für kleine. Diese Richtungsbevorzugungen müssen im Zentralnervensystem der Erdkröte erblich verankert sein. Durch Stammhirndefekte lassen sich diese Bevorzugungen z.T. umkehren.

4,9 Der Wert N_0 kann in der oben beschriebenen Gleichung als Maß für die Triebstärke eines Tieres aufgefaßt werden. Er läßt sich durch verschiedene t r i e b b e s t i m m e n d e Faktoren ändern wie T a g e s z e i t , J a h r e s z e i t , H u n g e r z u s t a n d , T e m p e r a t u r und G e r u c h s r e i z e .

Die taxisspezifische Ermüdung der Erdkröte wird als "regeltechnische" Ordnungsleistung des Zentralnervensystems erörtert und als Folge eines Vorgangs verstanden, der formal dem Lernen entspricht.

5 LITERATURVERZEICHNIS

ASCHOFF, J. und R. WEVER (1961): Biologische Rhythmen und Regelung. Bad Oeynhausener Gespr. 5, 1-15.

BAERENDS, G.P. (1956): Aufbau tierischen Verhaltens. Hdb.d.Zool. Bd.8.

BAERENDS, G.P. (1959): The value of concept "releasing mechanism". Proc.XV.Internat.Congress of Zoology, London.

BAJANDUROW, B.I. u. W.A.PEGEL (1933): Der bedingte Reflex bei Fröschen. Z.vgl.Physiol.18, 284-297.

BEER, St. (1962): Kybernetik und Management. Hamburg.

BERGER, M. (1964): Untersuchungen über die Reaktionsgeschwindigkeit von Warmblütern bei kurzen optischen und akustischen Reizen. Zool.Jb.Physiol. 70, 513-538.

BIRUKOW, G. (1937): Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und über die Sehschärfe des Grasfrosches (Rana temporaria L.). Z.vgl.Physiol. 25, 92-142.

BIRUKOW, G. (1951): Ermüdung und Umstimmung bei Gleichgewichtsreaktionen der Amphibien. Verh.Deutsch.Zool.Ges. 144-150.

BIRUKOW, G. (1952): Studien über statisch-optisch ausgelöste Kompensationsbewegungen und Körperhaltung bei Amphibien. Z.vgl.Physiol. 34, 448-472.

BIRUKOW, G. (1955): Angeborene und erworbene Anteile relativ einfacher Verhaltenseinheiten. Verh.Deutsch.Zool. Ges. 32-47.

BIRUKOW G. u. M.MENG (1955): Eine neue Methode zur Prüfung des Gesichtssinnes bei Amphibien. Naturwiss. 42, 652-653.

BLANKENAGEL, S. (1931): Untersuchungen über die Großhirnfunktionen von Rana temporaria L. Zool.Jb.Abt.allg.Zool. 49, 272-322.

BOTSCH, D. (1960): Dressur- und Transpositionsversuche bei Karauschen (Carassius, Teleostei) nach partieller Exstirpation des Tectum opticum. Z.vgl.Physiol. 43, 173-230.

BUTZ-KUENZER, E. (1957): Optische und labyrinthäre Auslösung der Lagereaktionen bei Amphibien. Z.Tierpsych. 14, 429-447.

BUYTENDIJK, F.J.J. (1918): Instinct de la recherche du nid et experience chez les carapauds (Bufo vulgaris et Bufo calamita). Arch.neerl.Physiol.Ser.IIIc, II, 1-50.

BUYTENDIJK, F.J.J. (1941): Wege zum Verständnis der Tiere.

BUDDENBROCK, v.W. (1937): Grundriß der vergleichenden Physiologie, Berlin.

CHOW, K.L. a. W. RANDALL (1964): Learning and retention in cats with lesions in reticule formation. Psychon.Sci. 1, 259-260.

CUBE, F.v. (1965): Kybernetische Grundlagen des Lernens und Lehrens. Stuttgart.

DERMAN, H. u. M. MONNIER (1946): Zwischenhirn und Sehfunktion. Helv.Physiol. Acta 4.

DIEBSCHLAG, E. (1938): Der Wischreflex des Frosches im Licht ganzheitlicher Betrachtungsweise. Z.vgl.Physiol. 25, 143-148.

DIEBSCHLAG, E. (1935): Zur Kenntnis der Großhirnfunktion einiger Urodelen und Anuren. Z.vgl.Physiol. 21, 343-394.

DREES, O. (1952): Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Z.Tierpsych. 9, 169-206.

EIBL-EIBESFELD, I. (1951): Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte (Bufo bufo L.). Behaviour 4, 1-35.

EIKMANNS, K.-H. (1955): Verhaltensphysiologische Untersuchungen über den Beutefang und das Bewegungssehen der Erdkröte (Bufo bufo L.). Z.Tierpsych. 12, 229-253.

EWERT, J.-P. u. G.BIRUKOW (1965a): Über den Einfluß des Zentralnervensystems auf die Ermüdbarkeit der Richtbewegung im Beuteschema der Erdkröte (Bufo bufo L.). Naturwiss. 52, 68-69.

EWERT, J.-P. u. G.BIRUKOW (1965b): Aufmerksamkeitsverschiebungen durch Begleitreize bei der Beutefanghandlung der Erdkröte (Bufo bufo L.). Kurznachr.d.Akad.d.Wiss. i.Göttingen, Heft 6, 27-32.

FÖRSTER, H.v. (1948): Das Gedächtnis. Eine quantenphysikalische Untersuchung. Wien.

FRANKE, O.F. (1960): Physiologie des Zentralnervensystems vom Standpunkt der Regelungslehre. München, Berlin.

FRANZISKET, L. (1953): Untersuchungen zur Spezifität und Kumulierung der Erregungsfähigkeit und zur Wirkung einer Ermüdung in der Afferenz bei Wischbewegungen des Rückenmarksfrosches. Z.vgl.Physiol. 34, 525-538.

FRANZISKET, L. (1955): Die Bildung einer bedingten Hemmung bei Rückenmarksfröschen. Z.vgl.Physiol. 37, 161-168.

FREISLING, J. (1948): Studien zur Biologie und Physiologie der Wechselkröte (Bufo viridis Laur.) Österr.Zool. Z. 1, 383-440.

FRISCH, K.v. u. O. KRATKY (1962): Über die Beziehung zwischen Flugweite und Tanztempo bei der Entfernungsmeldung der Bienen. Naturwiss. 49, 409-417.

GAUPP, E., ECKER, A. u. R. WIEDERSHEIM (1904): Anatomie des Frosches. Bd. 3, Braunschweig.

GOLDSCHEIDER, A. (1906): Über die materiellen Veränderungen bei der Assoziationsbildung. Neurol.Zentralbl. 25 .

GOLTZ, P. (1869): Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. In: BUDDENBROCK, W.v. (1937): Grundriß der vergleichenden Physiologie. Bd. 1, Berlin.

HAECKER, V. (1912): Über Lernversuche bei Axolotln. Arch.f.Psychol. 25, 1.

HASSENSTEIN, B. (1961): Wie sehen Insekten Bewegungen ? Naturwiss. 48, 207-214.

HASSENSTEIN, B. (1964): Forschungsbeispiele aus der biologischen Kybernetik. Umschau in Wissenschaft u. Technik, Frankfurt/M. Heft 8, 233-236.

HASSENSTEIN, B. (1965): Biologische Kybernetik. Biol.Arbeitsbücher 4, Heidelberg.

HECHT, K. u. A. LINDBERG (1959): Modellversuch zum Exponentialgesetz. Naturwiss. 46, 223.

HEUSSER, H. (1958): Zum geruchlichen Beutefinden und Gähnen der Kreuzkröte (Bufo calamita Laur.) Z.Tierpsych. 15, 94-98.

HEUSSER, H. (1960): Instinkterscheinungen an Kröten unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsinstinktes der Erdkröte (Bufo bufo L.) Z.Tierpsych. 17, 67-81.

HILGARD, E.R. (1948): Theories of Learning. In: RENSCH, B. (1962): Gedächtnis, Abstraktion und Generalisation bei Tieren. Arbeitsgem.f.Forschg.Nordrh.-Westf.114, 1-57.

HINDE, R.A. (1954): Changes in responsiveness to a constant stimulus. Behaviour 2, 41-54.

HINDE, R.A. (1954): Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (Fringilla coelebs). I. The nature of response, and an examination of its course. II. The waning of the response. Proc.roy.Soc.B. 142, 306-358.

HINSCHE, G. (1928): Kampfreaktionen bei einheimischen Anuren. Biol.Zbl. 48, 577-617.

HINSCHE, G. (1935): Ein Schnappreflex nach "Nichts" bei Anuren. Zool.Anz. 111, 113-122.

HINSCHE, G. (1941): Domestikationserscheinungen bei Anuren. Zool.Anz. 136, 24-31.

HOLST, E.v. u. H.MITTELSTAEDT (1950): Das Reafferenzprinzip. Naturwiss. 37, 464-475.

HOLST, E.v. u. U.v.St.PAUL (1960): Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. 47, 409-422.

HONIGMANN, H. (1944): The visual perception of movements by toads. Proc.roy.Soc. 132, 291-307.

HOPPENHEIT, M. (1964a): Untersuchungen über den Einfluß von Hunger und Sättigung auf das Beuteverhalten der Larve von Aeschna cyanea Müll. (Odonata). Z.f.wiss.Zool. 170, 309-322.

HOPPENHEIT, M. (1964b): Übersprungputzen bei der Larve von Aeschna cyanea Müll. (Odonata). Helgol.Wiss. Meeresunters. 11, 171-177.

HOPPENHEIT, M. (1964c): Beobachtungen zum Beutefangverhalten der Larve von Aeschna cyanea Müll. (Odonata). Zool.Anz. 172, 216-232.

HUTCHISON, J.B. a. J.C.POYNTON (1963): A neurological study of the clasp reflex in Xenopus Laevis (Daudin). Behaviour 22, 41-63.

HUTCHISON, J.B. (1964): Investigations on the neural control of clasping and feeding in Xenopus laevis (Daudin). Behaviour 24, 47-66.

JOHANNES, Th. (1930): Zur Funktion des sensiblen Thalamus. Pflüg.Arch. 224.

KLEEREKOPER, H. a. K. SCHABIN (1959): A study on hearing in frogs (Rana pipiens a. Rana clamitans). Z.vgl.Physiol. 41, 490-499.

KNEUTGEN, J. (1964): Beobachtungen über die Anpassung von Verhaltensweisen an gleichförmige akustische Reize. Z. Tierpsych. 21, 763-779.

KOEHLER, O. (1950): Die Analyse der Taxisanteile instinktartigen Verhaltens. Symp.of the Soc.f.exp.Biol. 4, 269-304.

KOLB, E. (1955): Untersuchungen über zentrale Kompensation und Kompensationsbewegungen einseitig entstateter Frösche. Z.vgl. Physiol. 37, 136-160.

KONORSKY, L. (1950): Mechanism of learning. Symp.of the Soc.f. exp.Biol. 409-431.

KRAUSE, R. (1923): Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 3, Berlin, Leipzig.

KUCZKA, H. (1956): Verhaltensphysiologische Untersuchungen über die Wischhandlung der Erdkröte (Bufo bufo L.). Z. Tierpsych. 13, 185-207.

KUENZER, P. (1958): Verhaltensphysiologische Untersuchungen über das Zucken des Regenwurms. Z.Tierpsych. 15, 31-49.

LASHLEY, K.S. (1929): Studies of cerebral function in learning. Psychobiol. 2, 55-136.

LOCHER, Ch. (1927): Der Nahrungserwerb von Bufo calamita Laur. Z.vgl.Physiol. 6, 378-384.

LORENZ, K. (1937): Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwiss. 25, 289-300, 307-318, 324-331.

LORENZ, K. (1943): Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z.Tierpsych. 5, 235.

LORENZ, K. (1960): Prinzipien der vergleichenden Verhaltensforschung. Fortschr. Zool. 12, 265-294.

LORENZ, K. u. N.TINBERGEN (1938): Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. Z.Tierpsych. 2, 1-29.

MENG, M. (1958): Untersuchungen zum Farben- und Formensehen der Erdkröte (Bufo bufo L.). Zool.Beitr. 3, 313-363.

MERZBACHER, M. (1902): Untersuchungen über die Regulation der Bewegungen der Wirbeltiere. I. Beobachtungen an Fröschen. Pflüg.Arch. 88.

MITTELSTAEDT, H. (1951): Zur Analyse physiologischer Regelsysteme. Verh.Deutsch.Zool.Ges., 150-157.

PRECHT, H. (1952): Über das angeborene Verhalten von Tieren. Versuche an Springspinnen (Salticidae). Z.Tierpsych. 9, 207-230.

PRECHT, H. u. G.FREYTAG (1958): Über Ermüdung und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen. (Salticidae). Zugleich ein Beitrag zum Triebproblem. Behaviour 13, 144-211.

PRECHTL, H.F.R. (1952): Über die Adaptation des angeborenen Auslösemechanismus. Naturwiss. 39, 140.

PRECHTL, H.F.R. (1953): Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen. I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel. Behaviour 5, 32-50.

PUMPHREY, R.J. (1950): Hearing. Symp.of the Soc.f.exp.Biol. 4, 3-18.

RAHMANN, H. (1961): Einfluß des Pervitins auf Gedächtnisleistungen, Verhaltensweisen und einige physiologische Funktionen von Goldhamstern. Pflüg.Arch. 273, 247-263.

RANDALL, W.L. (1964): The behavior of cats with lesions in the caudal midbrain region. Behaviour 23, 107-139.

RENSCH, B. (1954): Das Problem der Residuen bei Lernleistungen. Arbeitsgem.f.Forschg.Nordrhein-Westf. 29, 7-28.

RENSCH, B. (1955): Elektrophysiologische Untersuchungen über das Zusammenwirken der Mittelhirnhemisphären beim Frosch. Z.vgl. Physiol. 37, 496-508.

RENSCH, B. (1958): Die Abhängigkeit der Struktur und der Leistungen tierischer Gehirne von ihrer Größe. Naturwiss. 45, 145-154.

RENSCH, B. (1962): Gedächtnis, Abstraktion und Generalisation bei Tieren. Arbeitsgem.f.Forschg.Nordrhein-Westf. 114, 1-57.

RENSCH, B. u. L.FRANZISKET (1954): Lang andauernde bedingte Reflexe bei Rückenmarksfröschen. Z.vgl.Physiol. 36, 318-326.

RENSCH, B. u. H.RAHMANN (1960): Der Einfluß des Pervitins auf das Gedächtnis von Goldhamstern. Pflüg.Arch. 271, 693-704.

RODEWALD, W. (1935): Die Wirkung des Lichtes auf die Hypophyse von Rana temporaria L. Z.vgl.Physiol. 21, 767-800.

SCHLEIDT, M. (1954): Untersuchungen über die Auslösung des Kollerns beim Truthahn (Meleagris gallopavo). Z.Tierpsych. 11, 417-435.

SCHLEIDT, W. (1962): Die historische Entwicklung der Begriffe "Angeborenes auslösendes Schema" und "Angeborener Auslösemechanismus in der Ethologie. Z.Tierpsych. 19, 697-722.

SCHMIDT, R.S. (1964): Hearing and responses to calls in anurans. Behaviour 23, 278-293.

SCHNEIDER, D. (1954): Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. Biol. Zbl.

SCHNEIDER, D. (1954): Das Gesichtsfeld und der Fixiervorgang bei einheimischen Anuren. Z.vgl.Physiol. 36, 147-164.

SCHRADER, M.E.G. (1887): Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflüg.Arch. 51.

SCHUCHARDT, E. (1952): Über Wachstumsrelationen an Schädel und Gehirn von Säugetieren in Ontogenese und Phylogenese. Z.Morph.u.Anthropol. 45, 73-134.

SEITZ, A. (1949): Vergleichende Verhaltensstudien an Buntbarschen (Cichlidae) II. Z.Tierpsych. 6, 202-235.

STEINBUCH, K. (1963): Automat und Mensch. Berlin, Heidelberg.

STRÜBING, H. (1954): Über Vorzugstemperaturen von Amphibien. Z.Morph. u. Ökol.Tiere 43, 357-386.

SZLEP, R. (1964): Change in the response of spiders to repeated web vibrations. Behaviour 23, 203-239.

THORPE, W.H. (1950): The concept of learning and their relations to those of instinct. Symp.Soc.exper.Biol. 4, 387-408.

THORPE, W.H. (1963): Ethology and the coding problem in the germ cell and brain. Z.Tierpsych. 20, 529-551.

TINBERGEN, N.(1940): Die Übersprungbewegung. Z.Tierpsych. 4,1-38.

TINBERGEN, N.(1964): Instinktlehre. Berlin, Hamburg.

TRINCKER, D. (1954): Zur Dynamik der Selbststeuerung bei Anpassungsvorgängen. I. Periodisch ablaufende Lernvorgänge bei Amblystoma. II. Periodischer Ablauf der Anpassung bei einer Lichtreaktion von Carassius. Z.vgl.Physiol. 36, 115-134 (I), 135-146 (II).

UEXKÜLL, J.v. (1909): Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.

UEXKÜLL, J.v. u. G. KRISZAT (1934): Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Berlin.

WIENER, N. (1963): Kybernetik. Düsseldorf, Wien.

LEBENSLAUF

Am 26. April 1938 wurde ich, Jörg-Peter Ewert, als Sohn des Oberstudienrats Erich Ewert und seiner Ehefrau Liselotte geb. Dubois in Danzig geboren. Ich bin evangelisch-lutherischer Konfession und deutscher Staatsangehörigkeit.

Ab Herbst 1944 besuchte ich in Zoppot (bei Danzig) die Volksschule. Infolge häufigen Fliegeralarms hatte ich bis zu unserer Flucht im Januar 1945 kaum Unterricht. Ostern 1946 wurde ich erneut eingeschult in die Dorfschule Metzlos-Gehaag (Oberhessen). 1948 setzte ich meinen Schulbesuch an der Volksschule Dahlenburg (Kreis Lüneburg) fort. 1949 bestand ich die Aufnahmeprüfung für die Oberschule im Landschulheim Marienau (bei Dahlenburg, Kreis Lüneburg). Mit meinen Eltern zog ich 1952 nach Göttingen und besuchte dort das Felix-Klein-Gymnasium (mathematisch-naturwissenschaftlicher Zweig). In der 12. Klasse fertigte ich eine Jahresarbeit in Chemie an mit dem Thema: "Die Papierchromatographie als qualitative und quantitative Analyse". Ostern 1958 legte ich hier die Reifeprüfung ab.

Seit dem Wintersemester 1958/59 bin ich an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen immatrikuliert mit den Studienfächern: Zoologie, Botanik, Chemie und Geographie. Die Großpraktika absolvierte ich in Zoologie (2 Semester) unter der Leitung von Herrn Professor Dr. G. Birukow, in Botanik (2 Semester) unter der Leitung von Herrn Professor Dr. A. Pirson und in Chemie (Praktikum für Lehramtskandidaten und Schulversuchspraktikum) unter der Leitung von Herrn Professor Dr. O. Glemser. Geographie hörte ich bei Herrn Professor Dr. H. Mortensen und bei Herrn Professor Dr. W. Czajka.

Im Herbst 1962 erhielt ich von Herrn Professor Dr. G. Birukow das Thema meiner Doktorarbeit.

VERÖFFENTLICHUNGEN

EWERT, J.-P.: Untersuchungen über die Dispersion der Fichtenspinnmilbe Paratetranychus (Oligonychus) ununguis (Jacobi) auf einer Jungkultur. Z.f.Pflanzenkrankh. 71, 573-593 (1964).

EWERT, J.-P. u. G.BIRUKOW: Über den Einfluß des Zentralnervensystems auf die Ermüdbarkeit der Richtbewegung im Beuteschema der Erdkröte (Bufo bufo L.). Naturwiss. 52, 68-69 (1965).

EWERT, J.-P. u. G. BIRUKOW: Aufmerksamkeitsverschiebungen durch Begleitreize bei der Beutefanghandlung der Erdkröte (Bufo bufo L.). Kurznachr.d. Akad.d.Wiss. i.Göttingen, 6, 27-32 (1965).

Göttingen, den 31.3.1965

Anschrift des Verfassers:
I. Zoologisches Institut der Universität
3400 Göttingen, Berliner Straße 28